

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

INFLUENCE DE LA STRUCTURE DU PAYSAGE SUR L'ASSEMBLAGE DES
PRÉDATEURS TERRICOLES DANS LES ZONES AGRICOLES NON
CULTIVÉES

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR
JULIE-ÉLÉONORE MAISONHAUTE

FÉVRIER 2010

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 -Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

AVANT PROPOS

Il est à noter que je suis la principale personne à avoir effectué l'échantillonnage sur le terrain ainsi que l'analyse des données dans ce projet. De plus, je suis également la première auteure des 2 articles scientifiques (chapitre II et III) dont les co-auteurs sont Pedro Peres-Neto et Éric Lucas. Ces articles vont être soumis pour publication. Par soucis d'économie d'espace et pour éviter les redondances, toutes les références citées dans les deux articles scientifiques ont été insérées à la bibliographie générale du mémoire.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier, avant tout, mon directeur, Éric Lucas, pour m'avoir donné l'opportunité d'effectuer cette maîtrise qui a été, pour moi, très enrichissante et pour m'avoir encadrée tout au long de celle-ci, ainsi que mon co-directeur, Pedro Peres-Neto pour son appui, spécialement dans l'analyse des données et la correction des articles scientifiques. De plus, je voudrais remercier Pierre Drapeau de l'UQAM et Christopher Buddle de l'université Mc Gill pour leurs précieux commentaires lors de la révision de ce mémoire.

Je remercie aussi grandement Yves Bousquet, chercheur à Agriculture et Agro-alimentaire Canada, pour sa disponibilité et son aide dans l'identification des carabes ainsi que Yann Roche et Samy Bouma du département de géographie de l'UQAM pour leur aide en géomatique.

Merci également à Karine Gauthier, Simon Paradis, Maryse Desrochers, Noémie Charest-Bourdon, Félix Bureau-Primeau, Dominique Dubreuil, Anik Pelletier-Leboeuf et Adriana Puscasu pour leur aide tant appréciée sur le terrain ou en laboratoire et notamment, pour leur patience lors du tri des insectes dans le Prestone !

Mes remerciements vont également à tous les producteurs agricoles de Sainte-Marie-Salomé, Saint-Jacques et Saint-Ligori qui ont accepté de participer à ce projet.

Je voudrais remercier particulièrement Nathalie Roullé pour son aide, spécialement lors du commencement du projet et en cartographie ainsi que tous les membres du laboratoire de lutte biologique pour leurs conseils et les bons moments passés tant au laboratoire, que sur le terrain ou autour d'une bière !

Pour finir, une petite pensée et un gros merci à ma famille en France, mes parents Roselise et Jean-Luc, ma sœur Camille et mon frère Antoine, pour m'avoir encouragée et soutenue tout au long de ma maîtrise, avec une spéciale dédicace à ma mère qui m'a accompagnée plusieurs fois sur le terrain. Enfin, merci à ma tendre moitié, Eric Novosad, pour sa présence au quotidien.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT PROPOS	ii
LISTE DES FIGURES	vii
LISTE DES TABLEAUX	ix
LISTE DES ABRÉVIATIONS	x
RÉSUMÉ	xi
CHAPITRE I – INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1.1 PROBLÉMATIQUE	1
1.2 CONTRÔLE BIOLOGIQUE DES RAVAGEURS	3
1.3 CONSERVATION DE LA DIVERSITÉ BIOLOGIQUE	5
1.4 IMPORTANCE DU PAYSAGE AGRICOLE.....	6
1.4.1 Influence du paysage sur les arthropodes	6
1.4.2 Habitats non cultivés et lutte conservative	7
1.5 ASSEMBLAGE DES CARABES EN MILIEU AGRICOLE	10
1.5.1 Influence des pratiques agronomiques	11
1.5.2 Influence de l’environnement local	11
1.5.3 Influence du paysage	12
1.6 DESCRIPTION DES SYSTÈMES ETUDIÉS	14
1.6.1 Bassin versant du ruisseau Vacher	14
1.6.2 Site d’échantillonnage	15
1.6.3 Biologie des carabes et cicindèles.....	17
1.7 HYPOTHÈSES DE RECHERCHE	19
CHAPITRE II - CONTRASTING INFLUENCES OF AGRONOMIC PRACTICES, LOCAL ENVIRONMENT AND LANDSCAPE STRUCTURE ON PREDATORY BEETLE ASSEMBLAGE (COLEOPTERA: CARABIDAE AND CICINDELIDAE) IN NON-CROP AREAS	21
2.1 ABSTRACT	22
2.2 INTRODUCTION	23

2.3	METHODS	26
2.3.1	Study area and sampling	26
2.3.3	Agronomic practices	28
2.2.4	Local environment	28
2.2.5	Landscape structure	29
2.3.6	Statistical analyses	30
2.4	RESULTS	31
2.4.1	Beetle abundance and diversity	31
2.4.2	Variation partitioning	31
2.4.3	Non-crop areas and landscape heterogeneity	32
2.5	DISCUSSION	33
	CHAPITRE III - SEASONAL MODULATION OF LANDSCAPE EFFECTS ON GROUND AND TIGER BEETLE ASSEMBLAGE	44
3.1	ABSTRACT	45
3.2	INTRODUCTION	46
3.3	METHODS	49
3.3.1	Study area and sampling	49
3.3.2	Landscape structure	49
3.3.3	Statistical analysis	50
3.4	RESULTS	51
3.4.1	Species assemblage	51
3.4.2	Ground beetle species	52
3.5	DISCUSSION	53
	CONCLUSION GÉNÉRALE	62
	APPENDICE A	
	LISTE DES PRÉDATEURS TERRICOLES (COLEOPTERA : CARABIDAE ET CICINDELIDAE) CAPTURÉS LORS DE L'ÉTUDE	67
	APPENDICE B	
	LIST OF THE SIGNIFICANT LANDSCAPE VARIABLES THAT INFLUENCE GROUND BEETLE ABUNDANCE THROUGHOUT THE SEASON IN 2006 AND 2007..	70
	B1 - Table of significant landscape variables that influence the abundance of <i>Pterostichus melanarius</i> throughout the season in 2006 and 2007	71
	B2 - Table of significant landscape variables that influence the abundance of <i>Poecilus lucublandus</i> throughout the season in 2006 and 2007	72

B3 - Table of significant landscape variables that influence the abundance of <i>Harpalus pennsylvanicus</i> throughout the season in 2006 and 2007	73
B4 - Table of significant landscape variables that influence the abundance of <i>Bembidion quadrimaculatum</i> throughout the season in 2006 and 2007	74
BIBLIOGRAPHIE	75

LISTE DES FIGURES

<p>Figure 1.1 - Bassin versant du ruisseau Vacher (Lanaudière, Québec, Canada) et son découpage en districts écologiques selon le Cadre Écologique de Référence (CER). Carte réalisée à partir de photographies aériennes du Ministère du Développement Durable, de l'Environnement et des Parcs du Québec (MDDEP) datant de 1998. M = Monticules de Saint-Jacques, PSE = Plaines du Saint-Esprit, PJ = Plaine de Joliette, T = Terrasse de l'Achigan-Ouareau</p>	16
<p>Figure 1.2 - Description détaillée d'une bordure de champ contenant un fossé en son centre et emplacement des pièges-fosses utilisés pour l'échantillonnage des carabes. B = Bordure du fossé, L = Lisière du champ, PF = Piège fosse</p>	16
<p>Figure 2.1 - Distribution of the 20 sites sampled in 2006 and 2007 across the Vacher creek watershed (Lanaudière, Quebec, Canada). The watershed, covering 69 km², was located about 40 km north-east of Montreal. Hierarchical classification of the territory was performed using the Ecological Reference Framework which divided the watershed into four major ecological districts. Each site represents a ditch that borders a corn field. Seven sites were common across both years</p>	27
<p>Figure 2.2 - Representation of a sampled site corresponding to a field border with a ditch in the center. In the case where the ditch was surrounded by two fields, the field border included the focal ditch and both field margins located on each side of the ditch. E=ditch edge, M=field margin, PT=pitfall trap</p>	27
<p>Figure 2.3 - Ground and tiger beetle assemblage across the Vacher creek watershed: abundance in 2006 (a) and 2007 (b) and diversity in 2006 (c) and 2007 (d). Sizes of circles are proportional to beetle abundance or diversity</p>	39
<p>Figure 2.4 - Variation partitioning between landscape descriptors at 200 m and 500 m (a, b, c, d) and between agronomic, local and landscape descriptors (e, f, g, h) to explain differences in ground and tiger beetle abundance and diversity in two consecutive years, 2006 and 2007.....</p>	40
<p>Figure 3.1 - Relative abundance of ground and tiger beetle species throughout the season a) in 2006 and b) in 2007</p>	59
<p>Figure 3.2 - Community structure of ground beetles and landscape effects throughout the season in 2006 (black) and 2007 (white). Vertical axis represents, in Figure 1a: the total</p>	

number of species, Figure 1b: Shannon index, Figure 1c: the mean abundance of ground and tiger beetles trapped per site and Figure 1d: the adjusted R^2 . Bars on the graph c represent standard error 60

Figure 3.3 - Variation of ground beetle abundance and landscape effects throughout the season on the four most abundant ground beetle species trapped in 2006 (black) and 2007 (white). The vertical axis represents the mean abundance of ground beetles trapped per site (graphs on the left) or the influence of landscape structure (adjusted R^2 , graphs on the right) whereas the horizontal axis represents the time (month). In graphs on the left, bars represent standard error 61

LISTE DES TABLEAUX

Table 2.1 - Global model of variable selection and variation partitioning between agronomic, local and landscape descriptors explaining the variation in ground and tiger beetle abundance in 2006 and 2007. R^2 and explained fraction correspond to adjusted values; a positive slope represents a positive influence	41
Table 2.2 - Global model of variable selection and variation partitioning between agronomic, local and landscape descriptors explaining the variation in ground and tiger beetle diversity in 2006 and 2007. R^2 and explained fraction correspond to adjusted values; a positive slope represents a positive influence	42
Table 3.1 - Biological and Ecological characteristics of the fourth most abundant ground beetle species trapped in the Vacher creek watershed in 2006 and 2007. References: ¹ Larochelle and Larivière (2003); ² Larochelle (1976) , ³ Kromp (1999, Review)	58
Table 3.2 - Comparison between attempted results (based on results from literature and adjusted with characteristics of each species) and observed results regarding landscape effects on ground beetle species throughout the season.....	59

LISTE DES ABRÉVIATIONS

AAC	Agriculture et Agroalimentaire Canada
CER	Cadre Écologique de Référence
MDDEP	Ministère du Développement Durable, de l'Environnement et des Parcs
UQAM	Université du Québec A Montréal

RÉSUMÉ

L'assemblage des arthropodes en milieu agricole dépend de plusieurs facteurs agissant à des échelles plus ou moins larges, pouvant aller des caractéristiques locales de l'habitat jusqu'à la structure du paysage. Dans le but de lutter naturellement contre les ravageurs des cultures, il s'avère alors essentiel de déterminer quels paramètres sont liés à une grande abondance et diversité d'arthropodes prédateurs. L'objectif de ce projet de maîtrise est de déterminer quelle est l'influence du paysage sur l'assemblage des prédateurs terricoles (Coleoptera : Carabidae et Cicindelidae) au sein des zones agricoles non cultivées. Nos principales hypothèses sont que : 1) l'influence du paysage est plus grande que celle des pratiques agronomiques et de l'environnement local et 2) l'influence du paysage est maximale en milieu de saison lorsque le paysage est bien défini. Un échantillonnage à l'aide de pièges-fosses a été effectué, en 2006 et 2007, en bordure de 20 fossés adjacents à des champs de maïs, répartis au sein du bassin versant du ruisseau Vacher (Lanaudière, Québec, Canada). Des données relatives aux pratiques agronomiques effectuées dans le fossé et le champ de maïs adjacent ont été relevées de même que les caractéristiques du fossé échantillonné. Une cartographie du paysage a également été réalisée autour de chaque site (aux échelles 200 et 500 mètres) et suivie d'analyses spatiales (composition et configuration du paysage). Les résultats montrent que le paysage est la plus importante variable permettant d'expliquer les différences d'abondance et diversité de carabes au sein du bassin versant. De plus, l'influence du paysage sur l'assemblage des carabes s'avère varier en fonction de la saison, atteignant son maximum en Juillet-Août lorsque le paysage est bien défini. Les espèces étudiées individuellement ont également été plus influencées par le paysage en milieu de saison malgré quelques différences pouvant partiellement être allouées aux caractéristiques biologiques et écologiques de chaque espèce. En conclusion, cette étude a permis de montrer qu'il est essentiel de tenir compte de facteurs à grande échelle comme la structure du paysage, de la saison et des caractéristiques biologiques et écologiques des espèces lorsque l'on étudie l'assemblage des arthropodes en milieu agricole.

Mots clés : carabes, pratiques agronomiques, environnement local, structure du paysage, variation saisonnière, caractéristiques biologiques et écologiques, partition de la variation

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 PROBLÉMATIQUE

Chaque jour, un nombre grandissant de personnes prennent conscience de la nécessité de réduire nos impacts environnementaux si bien que le respect de l'environnement est de plus en plus mis en avant, quelle que soit la discipline. En agronomie, la transition vers une agriculture plus respectueuse de l'environnement, impliquant moins de pesticides et d'intrants chimiques, s'opère peu à peu mais reste encore trop peu répandue à travers le monde. En effet, encore aujourd'hui, la pratique d'une agriculture totalement dénuée de pesticides est largement minoritaire par rapport à celle d'une agriculture conventionnelle où de nombreux produits chimiques sont utilisés. Les statistiques parlent d'elles-mêmes. En 2007, 32,2 millions d'hectares étaient cultivés biologiquement dans le monde par 1,2 millions de producteurs, ce qui ne représente que 0,81 % de la superficie agricole totale (notons cependant une augmentation de 1,5 millions d'hectare par rapport à 2006, 2009). Toujours en 2007, l'Océanie était le continent possédant le plus de surfaces agricoles cultivées biologiquement (37 % de la superficie biologique mondiale), suivi de l'Europe (24 %) alors que l'Amérique du nord arrivait à l'avant dernier rang devant l'Afrique avec 7 % de la superficie biologique mondiale (Willer et Kilcher, 2009). Au Canada, seulement un demi million d'hectares était cultivé biologiquement en 2007, ce qui représente seulement 0,82 % de la superficie agricole du pays (Willer et Kilcher, 2009). Au Québec, la situation est un peu plus encourageante malgré un pourcentage toujours faible : 2,7 % des producteurs agricoles

québécois étaient certifiés biologiques en 2005 (contre 1,5 % au Canada, Macey, 2006). En somme, tout ceci illustre combien l'agriculture biologique reste une agriculture marginale.

Sans pour autant être qualifié de « biologique », d'autres démarches visent également à diminuer les dommages environnementaux notamment en agriculture conventionnelle, comme c'est le cas de la lutte intégrée qui fait appel à plusieurs moyens de lutte contre les mauvaises herbes ou ravageurs pour concilier rentabilité économique et qualité de l'environnement. Au Québec, la mise en place de lois et règlements tels que le Règlement sur les exploitations agricoles (Québec, 2002) ou le Code de gestion des pesticides (Québec, 2003) ainsi que des guides des bonnes pratiques agronomiques se veulent réduire les impacts environnementaux en agriculture. Pourtant, malgré cette législation, un grand nombre de pesticides sont utilisés, ce qui a bel et bien des effets négatifs sur l'environnement (e.g., pollution des cours d'eau et nappes phréatiques). Les méthodes de lutte alternatives comme la lutte biologique restent encore peu connues et peu mises en avant quand il s'agit de conseiller les producteurs agricoles.

Dans un objectif de lutte naturelle contre les ravageurs des cultures et donc de réduction (voir élimination) de l'utilisation d'insecticides, il est possible d'avoir recours à des arthropodes prédateurs, ennemis naturels des ravageurs, soit en pratiquant une lutte inondative ou inoculative qui impliquent des lâchers, soit en mettant en place une lutte conservative qui a pour but de conserver les ennemis naturels dans l'écosystème agricole (Hodek et Honek, 1996). Mais, pour conserver ces arthropodes prédateurs en milieu agricole, encore faut-il savoir comment, ce qui implique de connaître quels sont les paramètres qui vont influencer leur répartition, leur abondance et leur diversité au sein de l'écosystème agricole.

L'assemblage des arthropodes au sein du paysage agricole est assez complexe puisque dépendant de plusieurs facteurs agissant à des échelles plus ou moins grandes. Pour ne citer que quelques exemples, l'assemblage des arthropodes peut dépendre de variables spatiales (Blackshaw et Vernon, 2006), temporelles (French et Elliott, 1999), de la température (Crist et Ahern, 1999), des pratiques agronomiques (Holland et Luff, 2000), des caractéristiques de l'habitat (Thomas *et al.*, 1992) ou encore du paysage environnant (Vanbergen *et al.*, 2005). Avec l'avancée des technologies, notamment en ce qui concerne la photographie aérienne et

la géomatique, les études à grande échelle (i.e., impliquant le paysage) deviennent plus faciles et se multiplient depuis les dernières décennies. Les études des effets du paysage sur les arthropodes sont nombreuses en Europe mais restent plus rares en Amérique du Nord, notamment en ce qui a trait aux arthropodes prédateurs. L'objectif de ce projet de maîtrise est donc de déterminer, dans quelles mesures le paysage influence l'assemblage des prédateurs terricoles - notamment, ceux retrouvés dans les zones agricoles non cultivées - et quelles sont les variables paysagères permettant de maintenir une abondance et une diversité de ces insectes au sein du milieu agricole.

1.2 CONTRÔLE BIOLOGIQUE DES RAVAGEURS

La lutte contre les ravageurs des cultures peut s'effectuer à plusieurs niveaux, par exemple, soit en intervenant directement au niveau de la végétation (« bottom-up effect » ou effet de bas en haut) soit, indirectement, par l'intermédiaire des ennemis naturels (« top-down effect » ou effet de haut en bas) (Gurr, Wratten et Luna, 2003 ; Landis, Wratten et Gurr, 2000). Le terme « contrôle biologique » a été mentionné pour la première fois par Smith en 1919 pour décrire l'utilisation d'ennemis naturels pour contrôler les insectes ravageurs (Dixon, 1987). Plus précisément, il s'agit de l'utilisation d'organismes vivants pour supprimer la densité de population ou l'impact d'un organisme nuisible spécifique en le rendant moins abondant ou moins dommageable que ce qu'il serait (Eilenberg, Hajek et Lomer, 2001). Il existe plusieurs méthodes pour contrôler naturellement les ravageurs des cultures par l'intermédiaire de leurs ennemis naturels. En effet, plusieurs auteurs distinguent trois utilisations différentes des ces agents de lutte biologique : le contrôle classique qui consiste à introduire une espèce d'ennemi naturel là où elle est absente alors que sa proie (le ravageur) est présente, le contrôle inondatif qui s'effectue sous forme de lâchers d'ennemis naturels en grand nombre dans un environnement isolé et le contrôle conservatif (ou lutte conservative) qui a pour but d'augmenter l'abondance et les effets des ennemis naturels indigènes (Hodek et Honek, 1996). De plus, Eilenberg, Hajek et Lomer (2001) font état d'un quatrième mode de contrôle biologique, le contrôle inoculatif, qui correspond à un lâcher intentionnel d'organismes vivants comme agents de contrôle biologique afin qu'ils se multiplient et contrôlent les ravageurs sur une période donnée, mais pas de manière permanente. Par

ailleurs, dans leur article, Eilenberg , Hajek et Lomer (2001) apportent des précisions quant à la lutte conservatrice en mentionnant qu'elle repose sur la modification de l'environnement ou des pratiques agronomiques existantes pour protéger ou augmenter les ennemis naturels spécifiques - ou tous autres organismes - dans le but de réduire les effets des ravageurs. Ainsi, selon cette nouvelle définition, la lutte conservatrice ne concerne plus uniquement les espèces natives d'ennemis naturels comme le mentionnaient Hodek et Honek (1996) mais peut également inclure les espèces exotiques d'ennemis naturels car ces dernières participent également au contrôle des ravageurs.

La lutte conservatrice s'avère particulièrement intéressante car aucune introduction d'organismes ne s'opère dans le milieu; le but n'étant que de renforcer l'action des ennemis naturels déjà présents quels qu'ils soient, par exemple, en augmentant leur abondance ou leur diversité. Les principaux arthropodes prédateurs que l'on retrouve à la surface du sol et qui interviennent dans le contrôle naturel des ravageurs sont les araignées (Chelicerata), les carabes et les staphylins (Coleoptera: Carabidae et Staphylinidae) (Lang, 2003 ; Sunderland, 2002). Les carabes et les staphylins, en particulier, sont reconnus pour être des prédateurs terricoles qui s'attaquent à un large spectre de ravageurs (Sunderland, 1975, 2002 ; Thiele, 1977 ; Weibull, Östman et Granqvist, 2003). De plus, il a été montré, que les carabes pouvaient intervenir de manière non négligeable dans la lutte contre les pucerons, au même titre que les araignées, les coccinelles (Coleoptera : Coccinellidae), les larves de cécidomyie (Diptera : Cécidomyiidae) et de chrysopes (Neuroptera : Chrysopidae) ou encore les parasitoïdes (Hymenoptera : Aphidiidae) (Schmidt *et al.*, 2003 ; Schmidt *et al.*, 2004). Ainsi, Schmidt *et al.* (2004) ont montré que les populations de pucerons pouvaient augmenter de 55 % après retrait des prédateurs terricoles et de 94 % après retrait des prédateurs volants et des parasitoïdes, ce qui illustre bien le rôle des arthropodes prédateurs dans la lutte contre les ravageurs des cultures. Il est donc important de conserver ces arthropodes prédateurs en milieu agricole, tant au niveau de leur abondance que de leur diversité.

1.3 CONSERVATION DE LA DIVERSITÉ BIOLOGIQUE

Depuis plusieurs années, la notion de diversité biologique (ou biodiversité) est au centre de bons nombres d'études dans lesquelles l'emphasis est mise sur la conservation de celle-ci au sein des écosystèmes. Le terme biodiversité réfère à toutes les espèces de plantes, animaux et microorganismes qui existent et interagissent dans un écosystème donné (McNeely et Union internationale pour la conservation de la nature et de ses ressources, 1990). Plusieurs études suggèrent que la diversité biologique est essentielle pour le maintien d'un équilibre au sein des écosystèmes (Altieri, 1994). Par conséquent, un écosystème agricole stable - donc dans lequel les ravageurs seraient contrôlés - doit comporter une certaine diversité biologique. Selon Altieri (1999), la biodiversité des écosystèmes agricoles dépend de quatre facteurs : la diversité des plantes au sein de l'écosystème ou autour de celui-ci, l'intensité des pratiques agronomiques, le maintien d'une diversité de cultures et l'isolement de l'écosystème par rapport aux habitats naturels. Plusieurs études ont établi le lien entre diversité biologique et gestion des ravageurs. Il a été montré, par exemple, qu'une diversité de plantes pouvait améliorer la gestion des ravageurs dans les systèmes agricoles modernes (Andow, 1991). De plus, le fait d'avoir une diversité d'ennemis naturels est également important pour contrôler les ravageurs, ce qui peut représenter une ressource économique pour les producteurs (Naylor et Ehrlich, 1997).

Pour lutter contre les ravageurs des cultures, augmenter le nombre d'ennemis naturels peut paraître plus important qu'augmenter le nombre d'espèces cependant, ce n'est pas le cas si l'on s'intéresse à la résilience écologique du système après une perturbation soudaine (Duelli et Obrist, 1998). En effet, plus il y a d'espèces de prédateurs ou de parasitoïdes au sein d'un paysage donné, plus il y a de probabilités que l'écosystème en question retrouve un équilibre après un brusque changement environnemental (Pimm, 1991). De ce fait, le contrôle naturel des ravageurs serait moins affecté par des perturbations si l'on retrouve une grande diversité d'ennemis naturels dans l'écosystème agricole. Il a été montré, par ailleurs, qu'une diversité d'ennemis naturels augmentait l'efficacité du contrôle des ravageurs et, par la même, le rendement des cultures (Cardinale *et al.*, 2003). Par conséquent, pour assurer un contrôle naturel des ravageurs, il est important de maintenir non seulement une abondance mais aussi une diversité d'ennemis naturels au sein de l'écosystème agricole. Pour cela, il est

essentiel de déterminer quels sont les facteurs qui influencent le plus l'assemblage des ennemis naturels en milieu agricole.

1.4 IMPORTANCE DU PAYSAGE AGRICOLE

1.4.1 Influence du paysage sur les arthropodes

Les facteurs locaux tels que les caractéristiques du sol et de la végétation, ont longtemps été privilégiés pour expliquer l'assemblage des arthropodes au sein de l'écosystème agricole. Pourtant, de plus en plus d'études s'intéressent désormais à des échelles plus grandes en faisant intervenir la notion de paysage. Dans les années 1980, Forman et Godron (1986) définissent le paysage selon le concept d'« îlot – matrice – corridor » assumant que l'on peut classer chacun des éléments du paysage dans l'une de ces trois catégories (e.g., matrice formée des champs agricoles au sein de laquelle on retrouverait des îlots boisés, les routes et ruisseaux représentant des corridors). Un peu plus tard, ce concept de paysage est remplacé par celui de « mosaïque » paysagère (Wiens *et al.*, 1993). Par la suite, cette notion de paysage agricole a été redéfini par Blackshaw et Vernon (2006) qui le caractérisent alors par une mosaïque de taches correspondant à des zones cultivées de manière plus ou moins intensive, séparées par des fragments d'habitats naturels ou non cultivés ; c'est cette dernière définition que nous retiendrons pour notre étude. De plus, il est important de mentionner que l'étude de la structure d'un paysage regroupe l'analyse de sa composition (i.e., les différents types d'occupation du sol et leur proportion) mais aussi de sa configuration (i.e., arrangement spatial des éléments du paysage).

Les études tentant d'expliquer l'assemblage des arthropodes en milieu agricole sont loin d'être unanimes quant aux effets du paysage. En effet, elles concluent tantôt que le paysage n'a pas (ou très peu) d'effet sur l'assemblage des arthropodes par rapport aux variables considérées comme locales (type d'habitat, type de ferme ou pratiques agronomiques) (Booij et Noorlander, 1992 ; Dauber *et al.*, 2005 ; Jeanneret, Schüpbach et Luka, 2003 ; Jeanneret *et al.*, 2003 ; Weibull et Östman, 2003) tantôt que le paysage influence plus l'assemblage des arthropodes que les paramètres locaux (Aviron *et al.*, 2005 ; Schweiger *et al.*, 2005 ; Weibull, Bengtsson et Nohlgren, 2000). Parfois, les effets des paramètres locaux et paysagers peuvent

être cumulés. En effet, Rundlof et Smith (2006) ont déterminé que la diversité des papillons pouvait être augmentée par l'action conjointe de la pratique d'une agriculture biologique et de l'augmentation de l'hétérogénéité du paysage. De plus, les réponses peuvent également différer en fonction de l'organisme étudié. Ainsi, Dauber *et al.* (2003) ont montré que les fourmis n'étaient pas influencées par les paramètres de l'habitat mais plutôt par la matrice paysagère alors que les abeilles étaient influencés à la fois par l'habitat et par le paysage.

En ce qui concerne la composition du paysage, la présence d'habitats non cultivés s'avère souvent essentielle pour expliquer l'assemblage des arthropodes en milieu agricole. Ainsi, selon Colunga-Garcia, Gage et Landis (1997), les différences de composition en espèces des coccinelles peuvent s'expliquer principalement par la présence d'habitats non cultivés. La présence d'habitats boisés dans les systèmes agricoles perturbés est également importante, notamment, pour maintenir une diversité de parasitoïdes et un taux de parasitisme efficace (Landis et Haas, 1992 ; Marino, Landis et Hawkins, 2006 ; Thies, Steffan-Dewenter et Tscharrntke, 2003). L'hétérogénéité du paysage est également un paramètre récurrent dans les études pour expliquer l'assemblage des arthropodes. Il a été montré, à plusieurs reprises, qu'un paysage hétérogène (i.e., diversifié), était associé à une plus grande richesse spécifique d'arthropodes, et ce, qu'il s'agisse d'araignées (Clough *et al.*, 2005), d'insectes herbivores généralistes (Jonsen et Fahrig, 1997), de papillons (Kerr, 2001 ; Weibull, Bengtsson et Nohlgren, 2000 ; Weibull, Östman et Granqvist, 2003) ou encore de carabes (Weibull et Östman, 2003 ; Weibull, Östman et Granqvist, 2003). Cette relation peut s'expliquer, notamment, par le fait que le nombre d'habitats augmente lorsque le paysage est plus hétérogène (Rosenzweig, 1995), ce qui augmente alors la probabilité, pour les arthropodes, de trouver un site optimal pour l'hibernation, l'oviposition ou le développement des larves (Weibull et Östman, 2003).

1.4.2 Habitats non cultivés et lutte conservative

Un des aspects de la lutte biologique conservative fait intervenir la gestion des habitats, qui a pour principe la modification de l'environnement dans le but d'augmenter la survie, la fécondité, la longévité et l'activité des ennemis naturels et accroître ainsi leur efficacité contre les ravageurs (Landis, Wratten et Gurr, 2000). Plusieurs études ont montré que la majorité

des arthropodes prédateurs n'était pas figée à un habitat au cours de l'année et qu'ils migraient de manière cyclique entre les habitats cultivés et non cultivés (Coombes et Sothertons, 1986 ; Wissinger, 1997). La majorité des espèces de carabes, par exemple, peuvent se retrouver aussi bien dans les champs cultivés que dans les bordures de champs (Thomas *et al.*, 2001). De plus, tout comme bon nombre d'ennemis naturels, beaucoup d'espèces de carabes et staphylins hibernent dans les zones non cultivées adjacentes aux champs et se dispersent dans le champ plus tard au printemps lorsqu'ils se sont reproduit (Andersen, 1997 ; Coombes et Sothertons, 1986 ; Dennis et Fry, 1992 ; Desender, 1982 ; Desender *et al.*, 1981). Les coccinelles, autres coléoptères prédateurs, hibernent également dans plusieurs types de zones non cultivées qui peuvent être des zones boisées (Elliott, Kieckhefer et Beck, 2002 ; Hodek et Honek, 1996), des buissons (Hodek et Honek, 1996) ou encore des habitations comme c'est le cas au Québec pour la coccinelle asiatique, *Harmonia axyridis* Pallas (Labrie, Coderre et Lucas, 2008). Par ailleurs, il s'avère que les lisières et l'intérieur des forêts sont d'importants sites d'hibernation pour les syrphes (Diptera : Syrphidae), les chrysopes et hémérobos (Neuroptera : Hemerobiidae), insectes impliqués dans la lutte contre les pucerons (Duelli, Obrist et Flückiger, 2002 ; Sarthou *et al.*, 2005). De plus, du fait que les lisières de forêts peuvent offrir des ressources en fleurs, cela peut être profitable aux neuroptères aphidiphages (i.e., chrysopes et hémérobos) et augmenter leur abondance et leur diversité (Sarthou *et al.*, 2005).

Les habitats non cultivés s'avèrent indispensables aux ennemis naturels car ils peuvent leur offrir des sources de nourritures alternatives, un refuge en cas de perturbation du champ (e.g. lors de l'application de pesticides), un microclimat plus favorable ou encore, des proies ou hôtes alternatifs (Landis, Wratten et Gurr, 2000). De plus, ils peuvent aussi représenter des sites de reproduction ou d'hibernation et, en particulier, des sites non perturbés pour le développement des larves (Lys et Nentwig, 1992 ; Pfiffner et Luka, 2000 ; Tscharncke *et al.*, 2002). Par conséquent, les zones boisées, les friches, les haies et les bordures de champs, qui sont des habitats non cultivés relativement permanents et non perturbés, peuvent servir de ressources à plusieurs ennemis naturels (Tscharncke, Rand et Bianchi, 2005). D'une manière générale, les éléments permanents ou semi-permanents du paysage sont essentiels au maintien d'une biodiversité, ce qui est le cas de beaucoup de paysages de l'ouest de la France (Burel, 1996). De ce fait, l'aménagement d'habitats non cultivés au sein du paysage agricole

permet de mettre en place une agriculture durable car, d'une part, cela maintient un paysage diversifié, et d'autre part, cela augmente la diversité biologique fonctionnelle puisque les habitats non cultivés peuvent servir de ressources et abriter des ennemis naturels au cours de leur cycle de vie (Landis et Wratten, 2002 ; Landis, Wratten et Gurr, 2000). Au final, la préservation d'habitats non cultivés au sein du paysage agricole pourrait permettre de lutter naturellement contre les ravageurs des cultures tels que les pucerons via la conservation d'une diversité d'ennemis naturels (Duelli et Obrist, 2003).

En tant qu'éléments permanents du paysage, les bordures boisées et les haies ont été très étudiées, spécialement en Europe et dans l'ouest de la France, où elles sont particulièrement abondantes et font partie d'un héritage culturel (Baudry, Bunce et Burel, 2000). En Amérique du nord, ces structures sont généralement moins fréquentes et sont plutôt remplacées par de simples bordures de champs herbacées et des fossés. Cependant, le rôle écologique des bordures de champs reste bien présent quelque soit leur nature. En effet, Varchola et Dunn (2001) ont montré que les communautés de carabes dans les champs de maïs étaient similaires quelles que soient le type de bordures (haies ou bordures herbacées). De plus, du fait que les bordures de champs représentent des sites de reproduction et d'hibernation pour bon nombre d'ennemis naturels, elles abritent souvent une grande abondance et diversité d'arthropodes prédateurs (Dennis et Fry, 1992 ; Kromp et Steinberger, 1992) dont des carabes (Lys et Nentwig, 1992 ; Lys, Zimmermann et Nentwig, 1994 ; Meek *et al.*, 2002 ; Woodcock *et al.*, 2005 ; Zangger, Lys et Nentwig, 1994), ce qui s'avère bénéfique pour les cultures étant donné qu'il existe des vagues de migrations entre les zones non cultivées et les champs. Plusieurs études ont prouvé qu'il était essentiel de maintenir une certaine végétation au sein des bordures de champs et non des terres à nu notamment car les bordures de champs non fauchées présentent deux fois plus de carabes que celles fauchées (van Alebeek *et al.*, 2006). C'est pourquoi, dans plusieurs régions d'Europe, des bandes enherbées ou « beetle banks » ont été mises en place pour conserver les populations d'arthropodes (Landis et Wratten, 2002). En outre, les bordures de champs fleuries sont indispensables à plusieurs ennemis naturels qui ont besoin de sources de pollen ou de nectar. C'est le cas des parasitoïdes (Winkler *et al.*, 2006) ou encore des syrphes (Lagerlof, Stark et Svensson, 1992 ; van Rijn, Kooijman et Wäckers, 2006). Il a été montré, plus précisément, que les syrphes étaient attirés et s'établissaient de manière plus permanente dans des bordures de champs ayant une plus

grande richesse en fleurs (MacLeod, 1999) d'où la possibilité d'un meilleur contrôle des pucerons.

La conservation des habitats non cultivés et, en particulier, des bordures de champs, semble donc importante pour préserver bon nombre d'ennemis naturels au sein de l'écosystème agricole. Mais cela se traduit-il réellement par un meilleur contrôle biologique dans les champs ? Selon plusieurs études, cette relation est bien établie. En effet, à plusieurs reprises, un meilleur contrôle des pucerons par les ennemis naturels a été associé à une grande proportion de bordure de champs (Östman, Ekbom et Bengtsson, 2001 ; van Alebeek *et al.*, 2006). De plus, le taux de parasitisme chez la pyrale du maïs, un des principaux ravageurs du maïs, s'est avéré plus élevé en bordure qu'à l'intérieur du champ (Landis et Haas, 1992), ce qui souligne l'importance des bordures de champs pour préserver les populations de parasitoïdes. Par ailleurs, le rôle des ennemis naturels est bien réel car leur présence permet parfois d'augmenter les rendements des cultures. En effet, selon Östman, Ekbom et Bengtsson (2003), le gain de rendement dû à la présence d'ennemis naturels serait de l'ordre de 300 kg / ha, ce qui est loin d'être négligeable et suggère donc de considérer d'avantage le rôle des ennemis naturels dans la lutte contre les ravageurs. La lutte contre les pucerons via les coccinelles est un exemple de lutte biologique bien connu cependant, d'autres organismes peuvent également jouer un rôle dans la lutte contre les ravageurs, comme c'est le cas des carabes.

1.5 ASSEMBLAGE DES CARABES EN MILIEU AGRICOLE

Tout comme pour les arthropodes en général, l'assemblage des carabes dans l'écosystème agricole peut s'expliquer par des facteurs agissant à des échelles plus ou moins larges. Ainsi, il est possible d'intégrer les pratiques agronomiques, les caractéristiques locales de l'environnement ou encore des paramètres paysagers pour expliquer les différences d'abondance ou diversité de carabes au sein de différents sites. Il est possible également d'analyser plusieurs échelles ou paramètres simultanément pour déterminer l'importance relative de chacune d'entre eux.

1.5.1 Influence des pratiques agronomiques

Plusieurs études ont montré que l'assemblage des carabes pouvait être influencé par les pratiques agronomiques effectuées dans les champs (Carcamo, Niemala et Spence, 1995 ; Holland et Luff, 2000). Booij et Noorlander (1992), par exemple, ont déterminé que le type de culture était la principale variable expliquant les différences d'abondance, de diversité et la structure de la communautés d'arthropodes prédateurs, incluant les carabes. Le type de ferme et l'intensité des pratiques agronomiques sont également à considérer car les champs en régie biologique ou à faibles intrants comportent généralement une plus grande abondance ou diversité d'arthropodes prédateurs (Attwood *et al.*, 2008 ; Bengtsson, Ahnström et Weibull, 2005 ; Booij et Noorlander, 1992). Plus précisément, les carabes peuvent être influencés par le labour (Carcamo, 1995 ; Menalled *et al.*, 2007 ; Nash, Thomson et Hoffmann, 2008), la fertilisation (Söderström *et al.*, 2001) ou encore l'utilisation de pesticides (Ellsbury *et al.*, 1998 ; Epstein *et al.*, 2001 ; Nash, Thomson et Hoffmann, 2008). Les pratiques réalisées dans les bordures de champs (fertilisation, fauche) ont également leur importance puisqu'elles peuvent permettre d'augmenter l'abondance et la diversité des coléoptères prédateurs (Woodcock *et al.*, 2007). Van Alebeek *et al.* (2006) ont souligné l'importance de conserver une certaine végétation dans les bordures de champs puisque des bordures non fauchées abritaient près de deux fois plus de carabes que des sols à nu.

1.5.2 Influence de l'environnement local

À faible échelle, l'assemblage des carabes peut être influencé par les caractéristiques de l'habitat dans lequel on les trouve, caractéristiques que l'on regroupera sous le terme d'environnement local. Les préférences des carabes pour un habitat particulier peuvent s'expliquer par des facteurs abiotiques tel que les paramètres physico-chimiques du sol (type de sol, humidité, pH) (Irmeler et Hoernes, 2003) ou des facteurs biotiques tel que le type de végétation (Woodcock *et al.*, 2005). On retrouve les carabes dans bon nombre de milieux cependant, chaque espèce présente des préférences (ou non) par rapport à un habitat (e.g., type de sol, humidité, milieu ouvert ou fermé) (Larochelle et Larivière, 2003). À une échelle locale, les caractéristiques des bordures de champs (type de végétation, richesse, largeur) peuvent expliquer les différences d'assemblage des carabes au sein des bordures elles-mêmes.

(Griffiths *et al.*, 2007 ; Sotherton, 1985 ; Woodcock *et al.*, 2007 ; Woodcock *et al.*, 2005) ou dans le champ adjacent (Lys, Zimmermann et Nentwig, 1994 ; Varchola et Dunn, 2001). Par exemple, il a été montré que les touffes d'herbes ayant une architecture complexe abritaient une plus grande diversité de carabes et staphylins (Dennis, Aspinall et Gordon, 2002) et que les herbes hautes abritaient un assemblage plus riche de carabes (Pinna *et al.*, 2008). En Chine, une étude a également montré que la salinité du sol affectait grandement la diversité des carabes et que les bordures de champs pouvaient alors servir de refuge lorsque le sol avait une salinité trop élevée (Liu *et al.*, 2006).

1.5.3 Influence du paysage

Tel que mentionné précédemment, plusieurs études ont montré que l'assemblage des carabes était influencé par les pratiques agronomiques ou l'environnement local. Cependant, plusieurs études ont révélé que les carabes étaient également influencés par des variables à plus grande échelle. Par exemple, Purtauf *et al.* (2005) ont montré que la richesse spécifique des carabes était influencée par le paysage et ce, indépendamment du type de ferme (conventionnelle versus biologique). De plus, selon Schweiger *et al.* (2005), les carabes sont plus influencés par les variables paysagères que par les variables locales reliées à l'habitat. Enfin, Aviron *et al.* (2005), ont montré que l'unité paysagère était la variable qui expliquait le plus l'assemblage des carabes. D'autres résultats suggèrent que l'assemblage des carabes est influencé à la fois par des paramètres de l'habitat et par des paramètres paysagers (Weibull et Östman, 2003 ; Weibull, Östman et Granqvist, 2003). Quoi qu'il en soit, de plus en plus d'études s'accordent à dire que le paysage a un réel effet sur les carabes et les arthropodes prédateurs en général mais aucun consensus n'a encore été établi à ce sujet.

L'importance des habitats non cultivés est de plus en plus mise en avant car ceux-ci permettent de maintenir une abondance et diversité de carabes au sein du paysage agricole. En effet, il a été montré que la richesse des carabes augmentait avec le pourcentage de zones enherbées (Purtauf, Dauber et Wolters, 2005 ; Purtauf *et al.*, 2005) et le pourcentage de bordures de champs dans le paysage environnant (Weibull, Östman et Granqvist, 2003). Weibull et Östman (2003) ont montré, également, que la présence de pâturage était la variable permettant d'expliquer le plus l'assemblage des carabes. De plus, selon Weibull,

Östman et Granqvist (2003), la richesse spécifique des carabes est reliée à l'hétérogénéité de paysage à faible échelle (400 x 400 m²). A l'inverse, l'homogénéisation du paysage entraîne des changements dans la composition en espèces des carabes (Millán de la Peña *et al.*, 2003). Ainsi, les espèces forestières de grande taille s'avèrent plus abondantes dans les paysages ayant de denses réseaux de haies et un ratio élevée de zones enherbées permanentes, ce qui montre que l'ouverture du paysage et l'intensification de l'agriculture sont responsables d'une diminution de l'abondance des espèces de grandes taille et favorisent les espèces de petite taille plus mobiles, ubiquistes et adaptées aux habitats perturbés (Aviron *et al.*, 2005 ; Burel *et al.*, 1998 ; Burel *et al.*, 2004 ; Millán de la Peña *et al.*, 2003). D'autre part, la configuration spatiale des éléments du paysage joue aussi un rôle dans l'assemblage des prédateurs terricoles. Ainsi, la superficie des champs peut influencer l'assemblage des carabes car ceux qui hibernent dans les bordures de champs trouvent moins de conditions favorables à mesure que la taille du champ augmente (Burel *et al.*, 1998). De plus, selon Lovei *et al.* (2006), la diversité des espèces généralistes de carabes (par rapport à l'habitat) augmente avec la diminution de la taille des taches d'habitats boisés alors que l'on observe l'inverse pour les espèces spécialistes des forêts ; ce qui montre que toutes les espèces de carabes ne sont pas influencées de la même manière par le paysage. En somme, beaucoup d'études soulignent le rôle des d'habitats non cultivés et l'hétérogénéité du paysage pour expliquer l'assemblage des carabes et autres arthropodes prédateurs en milieu agricole. Cependant, plusieurs paramètres peuvent aussi intervenir et la notion d'échelle s'avère alors déterminante. C'est pourquoi, il est essentiel de déterminer lesquels des paramètres reliés aux pratiques agronomiques, des paramètres locaux reliés à l'habitat, ou des paramètres paysagers expliquent le plus l'assemblage des insectes considérés et lesquels de ces paramètres sont le plus favorable au maintien d'une abondance et d'une diversité d'ennemis naturels au sein du paysage agricole dans le but de contrôler naturellement les ravageurs des cultures.

1.6 DESCRIPTION DES SYSTÈMES ÉTUDIÉS

1.6.1 Bassin versant du ruisseau Vacher

Le lieu de l'étude correspond au bassin versant du ruisseau Vacher qui se situe dans la région de Lanaudière (Québec, Canada) à environ 40 km au nord-est de Montréal, comprenant les municipalités de Saint Jacques (45° 56' N, 73° 34' O) et Sainte Marie Salomé (45° 55' N, 73° 29' O). Ce bassin versant fait partie des basses terres du bassin versant de la rivière l'Assomption, qui est un site d'étude commun pour le projet *Action Concertée*. Ce projet, réalisé en collaboration avec le Ministère du Développement Durable, de l'Environnement et des parcs du Québec (MDDEP) et l'Université de Montréal, a pour objectif de mettre en place un « modèle intégré d'aménagement des paysages en zone d'agriculture intensive sur la base du cadre écologique ». Le Cadre Écologique de Référence (CER) correspond à un découpage des écosystèmes terrestres et aquatiques selon huit niveaux de perception, qui vont de la Province (niveau de perception le plus large) jusqu'au faciès topographique (niveau de perception le plus fin) (Domon *et al.*, 2005). Le CER du bassin versant de la rivière l'Assomption a été effectué par la Direction du patrimoine écologique du ministère de l'Environnement et de la faune du Québec (Beauchesne, 1998) et, selon ce découpage, on retrouve cinq districts écologiques (4^{ème} niveau de perception) au sein du bassin versant du ruisseau Vacher dont un très peu représenté que nous n'allons pas considérer pour notre étude (Figure 1.1). Le découpage en districts écologiques s'appuie principalement sur les différentes formes de terrain (Domon *et al.*, 2005) et il a été montré que les différents districts présents au sein du bassin versant du ruisseau Vacher présentaient des paysages contrastés, c'est-à-dire, différentes configurations d'occupation du sol (Ruiz *et al.*, 2008); c'est pourquoi nous allons nous appuyer sur ce découpage pour le choix des sites d'échantillonnage.

Les quatre principaux districts écologiques que l'on retrouve dans le bassin versant du ruisseau Vacher sont, d'ouest en est : les *Monticules de Saint-Jacques*, la *Plaine du Saint-Esprit*, la *Plaine de Joliette* et la *Terrasse l'Achigan-Ouareau*. (Figure 1.1). Une description sommaire du paysage de chacun des districts est faite ci-après, d'après Domon *et al.* (2005). Le district des *Monticules de Saint-Jacques* possède une occupation du sol moyennement diversifiée et dominée par les cultures annuelles (44 %) avec une superficie de boisés non négligeable (32

%) mais une faible représentation des cultures pérennes (20 %). Dans la *Plaine du Saint-Esprit*, qui correspond à la zone la plus intensivement cultivée, le paysage est peu diversifié, dominé les cultures annuelles qui occupent un peu plus de la moitié du territoire (52 %) et l'on retrouve peu de cultures pérennes (22 %) et un très faible pourcentage de boisés (13 %). Dans la *Plaine de Joliette*, l'occupation du sol est diversifiée avec en majorité des cultures annuelles mais en plus faible proportion que dans les deux autres districts (37 %), les superficies en cultures pérennes et en boisés étant assez similaires (respectivement 17 % et 19 %). Enfin, les terres de la *Terrasse de l'Achigan-Ouareau* sont diversifiées et dominées par les zones boisées (53 %) contrairement aux autres districts, les cultures annuelles et pérennes étant minoritaires (21 % et 15 % respectivement). On suppose donc qu'en choisissant des sites d'échantillonnage répartis dans ces différents districts écologiques, on obtiendra des paysages variés autour de chacun des sites, ce qui permettra de déterminer les effets de la structure du paysage sur nos insectes étudiés.

1.6.2 Site d'échantillonnage

La notion de bordures de champs n'est pas toujours la même selon les études c'est pourquoi Le Cœur *et al.* (2002) les ont définies, de manière générale, comme étant des morceaux d'habitat semi-isolé et allongé, entre deux éléments adjacents du paysage. Dans notre étude, on considèrera comme étant une bordure de champs, une zone herbacée, arbustive ou arborescente avec ou sans fossé en son centre, se trouvant encadrée par deux champs ou délimitant un champ d'un autre élément du paysage. Un petit cours d'eau pourra éventuellement être assimilé à un fossé s'il se trouve au centre d'une bordure de champ. La lisière (ou marge) du champ sera assimilée à la bordure de champ (Figure 1.2).

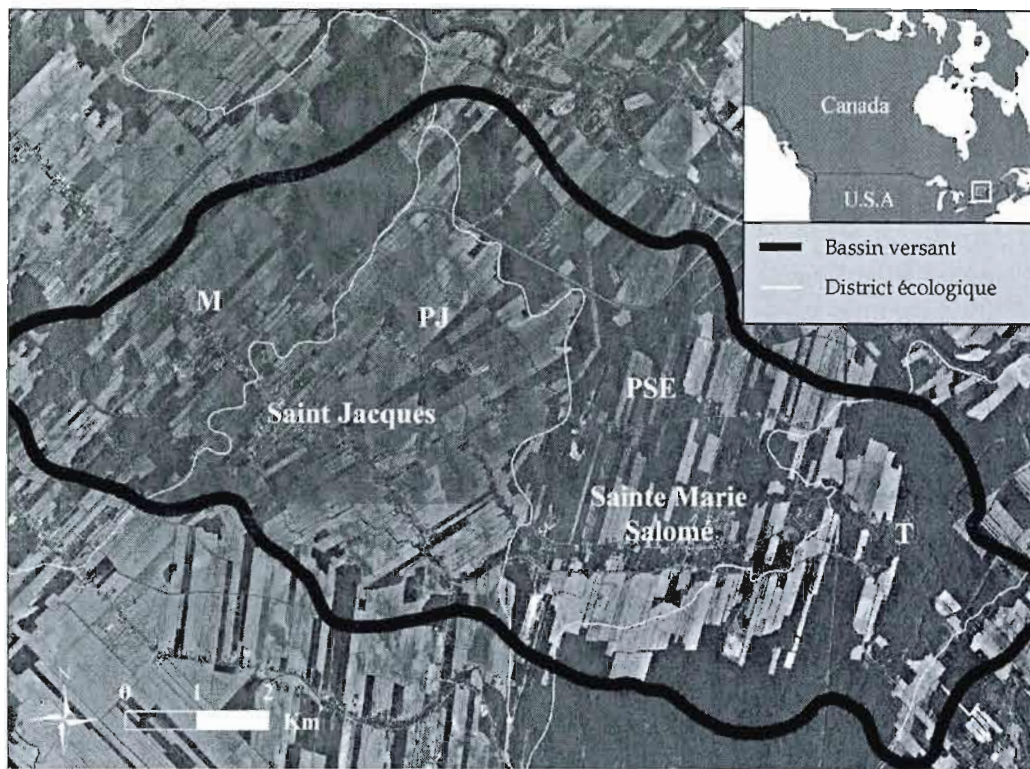


Figure 1.1 - Bassin versant du ruisseau Vacher (Lanaudière, Québec, Canada) et son découpage en districts écologiques selon le Cadre Écologique de Référence (CER). Carte réalisée à partir de photographies aériennes du Ministère du Développement Durable, de l'Environnement et des Parcs du Québec (MDDEP) datant de 1998. M = Monticules de Saint-Jacques, PSE = Plaines du Saint-Esprit, PJ = Plaine de Joliette, T = Terrasse de l'Achigan-Ouareau.

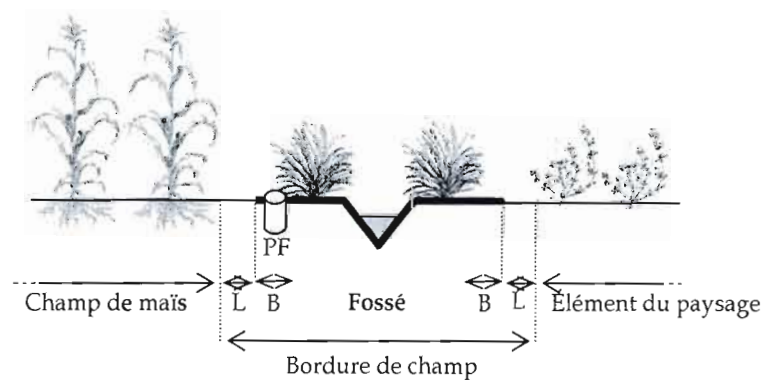


Figure 1.2 - Description détaillée d'une bordure de champ contenant un fossé en son centre et emplacement des pièges-fosses. B = Bordure du fossé, L = Lisière du champ, PF = Piège fosse.

1.6.3 Biologie des carabes et cicindèles

Les carabes (Coleoptera Adephaga Carabidae) font partie de l'ordre des coléoptères qui regroupe environ les 2/5^{ème} des insectes terrestres (White, 1983), soit plus de 300 000 espèces. Les coléoptères ont des modes d'alimentations et des modes de vie très variés si bien qu'ils ont colonisé tous types d'habitats, du monde terrestre au monde aquatique, exception faite des profondeurs des eaux salées (Hagen *et al.*, 1999) ; c'est pourquoi on les retrouve fréquemment dans les écosystèmes agricoles. En Amérique du Nord, les carabes sont très répandus (troisième famille de coléoptères la plus importante derrière les Curculionidae et les Staphilinidae) et on en retrouve 150 genres et 1700 espèces (White, 1983) parmi les 40 000 espèces décrites à travers le monde (Hagen *et al.*, 1999). Les carabes ont beaucoup été étudiés, par conséquent, leur biologie est bien connue et il existe plusieurs clés pour les identifier notamment au Québec (Larochelle, 1976). Certains taxonomistes considèrent les cicindèles comme appartenant à une famille de coléoptères à part entière, les Cicindelidae (White, 1983), formant avec les Carabidae une super-famille (Caraboidae). D'autres les considèrent comme une sous-famille des Carabidae, les Cicindelinae (Ball et Bousquet, 2001), c'est pourquoi nous avons intégré les cicindèles à notre étude. Il existe plus de 2100 espèces de cicindèles à travers le monde dont la moitié appartient au genre *Cicindela* Linnaeus 1758 (Tribu des Cicindelini) (Ball et Bousquet, 2001) ; 109 espèces réparties en quatre genres sont présentes en Amérique du Nord (White, 1983).

Le nom anglais « ground beetles » reflète bien le mode de vie terricole des carabes puisqu'adultes et les larves ont souvent une vie nocturne et se retrouve, la journée, sous des pierres, des feuilles, des débris ou autres objets ou encore courent à la surface du sol (Borror, Triplehorn et Johnson, 1992). Certaines espèces sont également fousisseurs, la plupart d'entre elles se retrouvant dans les premiers 15-20 cm du sol mais d'autres peuvent hiberner jusqu'à 50 cm de profondeur (Larochelle et Larivière, 2003). D'autres espèces peuvent également grimper sur les plantes et les arbres (Larochelle et Larivière, 2003), ce qui s'avère particulièrement intéressant pour la lutte contre les ravageurs. Adultes et larves sont généralement omnivores ou prédateurs mais ils peuvent également se nourrir d'insectes morts ou séchés et quelques uns se nourrissent aussi de végétaux (White, 1983). Larochelle et l'Association des entomologistes amateurs du Québec (1990) ont établi que 775 espèces étaient exclusivement carnivores, 618 exclusivement ou partiellement entomophages, 85

espèces exclusivement phytophages et 206 espèces omnivores. Beaucoup d'espèces de carabes peuvent être utiles en lutte biologique du fait qu'elles s'attaquent aux ravageurs des cultures tels que les mollusques (limaces et petits escargots), les larves d'autres insectes (taupins, diptères) ou encore les pucerons (Diwo et Rougon, 2004). Certaines études ont prouvé l'efficacité des carabes comme agent de lutte biologique contre des ravageurs, par exemple, en montrant que leur absence entraînait une augmentation des populations de pucerons (Lang, 2003 ; Schmidt *et al.*, 2003 ; Schmidt *et al.*, 2004). De plus, certains carabes « granivores » peuvent également intervenir dans la lutte contre les mauvaises herbes (Menalled *et al.*, 2007). En ce qui concerne les cicindèles, larves et adultes sont également d'importants prédateurs d'autres insectes (Ball et Bousquet, 2001) et peuvent donc jouer un rôle en lutte biologique. Elles sont principalement diurnes et la plupart vit dans des habitats sableux, près des points d'eau (Ball et Bousquet, 2001).

Les carabes sont souvent classés en deux groupes en fonction de leur cycle de vie. On retrouve, d'une part, les « reproducteurs printaniers » qui hibernent ou entrent en diapause à l'état adulte, se reproduisent au printemps ou au début de l'été puis meurent dans la plupart du temps, d'autre part, les « reproducteurs automnaux » qui se reproduisent à l'automne puis les larves hibernent et deviennent adulte durant la saison estivale suivante (Hagen *et al.*, 1999). Pour ce qui est de la capacité de dispersion, elle va grandement dépendre de l'adaptation au vol et peut être reliée à leur taille. Les espèces macroptères présentent des ailes bien développées et peuvent donc voler facilement alors que les ailes sont réduites ou absentes chez les brachypères, ce qui les rend inaptes au vol (Dajoz, 2002). Il a été remarqué que les espèces de grande taille étaient souvent aptères tandis que les espèces de plus petite taille étaient particulièrement douées pour le vol et avaient donc un plus grand pouvoir de dispersion, d'où des réponses différentes aux effets du paysage (Burel *et al.*, 2004 ; Millán de la Peña *et al.*, 2003). La dispersion des carabes est donc très variable d'une espèce à l'autre. Ainsi, certaines espèces peuvent se déplacer sur quelques centaines de mètres en une saison, comme *Poecilus versicolor* (Sturm, 1824) ou encore les espèces forestières *Carabus nemoralis* O.F. Müller, 1764 et *Pterostichus niger* (Schaller, 1783) qui peuvent s'aventurer jusqu'à 500 mètres de la lisière de la forêt. D'autres espèces, comme *Abax parallelepipedus* (Piller et Mitterpacher, 1783) ou *Carabus intricatus* L., peuvent se déplacer sur une distance de 15 kilomètres grâce à des réseaux de haies (Dajoz, 2002). Les cicindèles, elles, sont connues pour

être des insectes qui courent et volent très rapidement, qui peuvent donc s'enfuir rapidement lorsque le milieu est perturbé (Ball et Bousquet, 2001).

1.7 HYPOTHÈSES DE RECHERCHE

Étant donné que les carabes et cicindèles sont assez mobiles en milieu agricole mais que des différences peuvent exister entre les espèces, il est intéressant de déterminer dans quelle mesure l'assemblage des carabes et cicindèles dépend du paysage environnant et si cet assemblage varie en fonction de la saison et des espèces.

Le deuxième chapitre, présenté sous forme d'un article scientifique, traite de l'influence relative des pratiques agronomiques, de l'environnement local et de la structure du paysage pour expliquer l'assemblage des prédateurs terricoles présents dans les zones agricoles non cultivées. Notre hypothèse est que l'assemblage des carabes et cicindèles devrait être plus influencé par la structure du paysage que par les caractéristiques locales de l'habitat ou les pratiques agronomiques. Considérant la grande mobilité des cicindèles et de certains carabes, ceux-ci devraient être en mesure de discriminer différentes structures paysagères afin de s'établir dans un site satisfaisant leurs exigences. Quant aux carabes moins mobiles, ils devraient être plus abondants dans des paysages peu perturbés qui leur seraient plus favorables (e.g., des paysages présentant une grande superficie en zones non cultivées) et devraient mourir - donc être absents - dans des paysages plus perturbés, qui leur seraient hostiles, étant donné leur inaptitude à se mouvoir au sein du paysage. Tel que mentionné dans plusieurs études, une grande superficie en habitats non cultivés (représentant des refuges, sites de reproduction et d'hibernation) ainsi que l'hétérogénéité du paysage (fournissant une diversité d'habitats) devraient être reliées à une grande abondance et diversité de carabes et cicindèles.

Dans le troisième chapitre, également présenté sous forme d'un article scientifique, les hypothèses testées portent sur l'effet temporel de l'influence de la structure du paysage sur les prédateurs terricoles. Puisque le paysage évolue au fil des saisons, au Québec comme dans les régions tempérées, l'influence de la structure du paysage sur les carabes et cicindèles devrait également varier en fonction de la saison estivale. Notre principale hypothèse est que

cette influence devrait être plus importante en milieu de saison (juillet-août) lorsque la végétation est bien développée, plutôt qu'en début de saison (juin) où les cultures ont à peine poussé et où l'on observe fréquemment des terres à nu ou en fin de saison (septembre) lorsque certaines cultures sont récoltées. De plus, quelques espèces de carabes ont été étudiées plus en détails afin de déterminer si l'on observait également une variation saisonnière de l'effet du paysage et si l'influence du paysage variait en fonction de leurs caractéristiques biologiques et écologiques.

CHAPITRE II

CONTRASTING INFLUENCES OF AGRONOMIC PRACTICES, LOCAL ENVIRONMENT AND LANDSCAPE STRUCTURE ON PREDATORY BEETLE ASSEMBLAGE (COLEOPTERA: CARABIDAE AND CICINDELIDAE) IN NON-CROP AREAS

Julie-Éléonore MAISONHAUTE, Pedro PERES-NETO and Éric LUCAS

2.1 ABSTRACT

Ground beetles are generally quite mobile across agricultural landscapes and can be found either in crop or non-crop areas where their assemblage are influenced by a combination of factors at different scales such as agronomic practices, local characteristics of the habitat and landscape structure. In this study, two main hypotheses were tested: 1) Landscape structure explains a greater part of the variation in ground beetle assemblage than agronomic practices and local environment; and 2) Surface in non-crop areas and landscape heterogeneity have a positive effect on ground beetle abundance and diversity. The study was conducted in the Vacher creek watershed (Lanaudière, Quebec, Canada). Ground and tiger beetles were sampled in ditch borders adjacent to 20 corn fields in 2006 and 2007. For each site, agronomic practices done in the border and the adjacent field, local characteristics of the border and landscape cartography (at 200 m and 500 m radius) were measured. A variable selection procedure followed by a variation partitioning allowed quantifying the contribution of each variable to explain ground beetle abundance and diversity. Compared to agronomic practices and local environment, landscape structure was the main factor driving ground beetle abundance and diversity, explaining between 10.5 to 31.5% of the variation. Then, in most cases, non-crop areas and landscape heterogeneity had a positive influence on ground beetle abundance and diversity. Our results showed that variables acting on large scale such as landscape structure represent an essential factor influencing ground beetle assemblage. Moreover, they confirm the importance to conserve non-crop areas and landscape heterogeneity in agricultural landscape in order to preserve predatory beetle populations.

Keywords Agronomic practices, Ground beetles, Landscape structure, Local environment, Non-crop areas, Variation partitioning

2.2 INTRODUCTION

The need to conserve non-crop areas in agricultural landscape is well documented. Actually, non-crop areas represent resources, shelters, reproduction or overwintering sites for many arthropods of interest (Landis, Wratten and Gurr, 2000 ; Pfiffner and Luka, 2000 ; Sotherton, 1984) such as ladybirds (Bianchi and van der Werf, 2003 ; Burgio *et al.*, 2004), parasitoids (Bianchi and Wäckers, 2008), spiders (Pywell *et al.*, 2005 ; Schmidt *et al.*, 2008) and predatory beetles including ground and rove beetles (Dennis, Thomas and Sotherton, 1994 ; Sotherton, 1985). As non-crop areas, field borders often support a great abundance and diversity of predatory arthropods, such as ground beetles (Meek *et al.*, 2002 ; Werling and Gratton, 2008). Interestingly, ground beetles are known to move cyclically between fields and non-crop areas, colonizing fields in spring and moving to non-crop areas overwinter (Andersen, 1997 ; Coombes and Sothertons, 1986 ; Thomas *et al.*, 2001 ; Wissinger, 1997). Since natural pest control depends on the colonization of fields by predatory arthropods from non-crop areas (Tscharntke, Rand and Bianchi, 2005), conserving greater abundance and/or diversity of ground beetles in field borders could help control pests in these fields.

Ground beetles are known to be efficient biological control agents because they consume a large variety of crop pests (Kromp, 1999 ; Östman, Ekbom and Bengtsson, 2001 ; Sunderland, 1975, 2002 ; Thiele, 1977). For example, many studies have shown that predatory arthropods (i.e., ground beetles, rove beetles and spiders) are directly responsible for aphid mortality in fields (Östman, 2004 ; Schmidt *et al.*, 2003 ; Schmidt *et al.*, 2004 ; van Alebeek *et al.*, 2006). Furthermore, ground beetles are often used as bioindicators to assess the impact of farming methods (Kromp, 1990) or environmental disturbances (Luff, 1996 ; Pearce and Venier, 2006 ; Rainio and Niemelä, 2003)

Several studies have shown that ground beetles are influenced by agronomic practices (Hance and Grégoire-Wibo, 1987 ; Holland and Luff, 2000 ; Kromp, 1999), generally with a greater abundance or diversity in less intensive land-use systems or systems with reduced chemical input (Attwood *et al.*, 2008). For instance, ground beetle assemblage is influenced by farming system (i.e., organic versus conventional farm) usually with a greater abundance and diversity in organic farm (Bengtsson, Ahnström and Weibull, 2005 ; Carcamo, Niemala and Spence, 1995 ; Kromp, 1989 ; Shah *et al.*, 2003). In addition, ground beetle assemblage can be

affected by crop-rotation and land-use (Booij and Noorlander, 1992 ; Dauber *et al.*, 2005 ; Ellsbury *et al.*, 1998), tillage (Carcamo, 1995 ; Menalled *et al.*, 2007 ; Nash, Thomson and Hoffmann, 2008), fertilisation (Söderström *et al.*, 2001) or pesticide use (Ellsbury *et al.*, 1998 ; Epstein *et al.*, 2001 ; Nash, Thomson and Hoffmann, 2008).

On a local scale, the characteristics of the field borders (i.e., vegetation composition, richness and width) and border management (i.e., mowing and/or fertilization) can explain differences in ground beetle assemblage in the border (Griffiths *et al.*, 2007 ; Sotherton, 1985 ; Woodcock *et al.*, 2007 ; Woodcock *et al.*, 2005) but also in the adjacent field (Lys, Zimmermann and Nentwig, 1994 ; Varchola and Dunn, 2001). For instance, van Alebeek *et al.* (2006) found twice as many ground beetles in uncut field borders than in bare soils, which provides evidence for the need to conserve vegetation beside fields.

Beyond the local scale, it is important to consider arthropod assemblages also at larger scales than that of the field. Recent works revealed that ground beetles can be influenced by landscape structure, which includes both landscape composition (i.e., the nature and proportion of the different landscape elements) and landscape configuration (i.e., the spatial arrangement of the landscape elements). According to Aviron *et al.* (2005), the landscape unit (corresponding to a 25 km² landscape) is the variable that influences the most ground beetle assemblages. Furthermore, it has been found that ground beetles can be affected by landscape structure independently of farming practices (Purtauf *et al.*, 2005). Many European studies involving landscape underlined the positive effect of non-crop areas (Purtauf, Dauber and Wolters, 2005 ; Werling and Gratton, 2008) and landscape heterogeneity (Weibull and Östman, 2003 ; Weibull, Östman and Granqvist, 2003) on ground beetle assemblages. In particular, Dauber *et al.* (2005) found that ground beetle richness was positively correlated with the length of forest edges, and Henrickx *et al.* (2007) showed that ground beetle diversity increase with the proximity of semi-natural habitat patches. These two studies confirm the need to conserve non-crop areas in agricultural landscape. Finally, it has been found that wood fragmentation influences ground beetle assemblages (Burke and Goulet, 1998) and negatively affects the viability of the carabid species *Abax parallelepipedus* (Pichancourt, Burel and Auger, 2006).

Understanding the factors structuring ground beetle assemblages in agriculture landscape is a complex problem since numerous factors acting at different scales may be involved. Only few studies integrated different factors and scales to understand ground beetle assemblages (Aviron *et al.*, 2005 ; Hendrickx *et al.*, 2007 ; Schweiger *et al.*, 2005 ; Weibull and Östman, 2003). On one hand, these studies are quite similar to our study because their included variables related to habitat, landscape and farm management but, on the other hand, many differences can be observed regarding the choice of the variables or the statistical analysis. Overall, there is still much uncertainty about which factors most influence the assemblage of ground beetle communities. Moreover, given that most rural landscapes are perturbed by human activities, it is also crucial to quantify the impacts of anthropic variables. Therefore, the aim of this study was to understand the relative effects of agronomic practices, local environment, and landscape structure on ground beetle abundance and diversity. First, we hypothesized that ground beetle abundance and diversity were more strongly influenced by landscape structure than by agronomic practices and local environment. Then, we wanted to verify whether ground beetle abundance and diversity were positively related with non-crop areas (fallow, woodland, border, riparian vegetation) and landscape heterogeneity (richness and diversity) as mentioned in previous studies.

2.3 METHODS

2.3.1 Study area and sampling

The study was conducted in the Vacher creek watershed (Lanaudière, Quebec, Canada), located about 40 km north-east from Montreal, covering 69 km² and including the town of Saint Jacques (45° 56' N, 73° 34' O) and Sainte Marie Salomé (45° 55' N, 73° 29' O) (Domon *et al.*, 2005), Figure 2.1. Twenty sites were sampled in the watershed during the summers of 2006 and 2007 (Figure 2.1), each site representing a ditch bordering a corn field (Figure 2.2). We considered as field borders any elements that represented a limit between a field and another landscape element (e.g., simple herbaceous field margins, hedgerows, woody borders or ditches). The sampled sites were chosen to provide an extensive coverage over the entire watershed in order to consider these landscape elements across the study area.

Ground and tiger beetles (Coleoptera: Carabidae and Cicindelidae) were collected weekly from the beginning of June until the end of September in 2006 and 2007, covering a span of 16 weeks across the two years. These sampling periods allowed us to collect both autumn-breeding and spring-breeding species, maximising the representation of ground beetle abundance and diversity. A total of 80 pitfall traps (4 traps per site, times 20 sites) were installed each year. Pitfall traps (26 cm x 26 cm x 24 cm) were placed in the edge of the ditch, i.e., between the ditch and the field margin (Figure 2). The first trap was placed at about 10 meters from the beginning of the field and the other traps were placed at every 10 meters, along a transect parallel to the ditch. A plastic container filled with about 100 ml of propylene glycol (car antifreeze with low toxicity) diluted with water (1:1) was placed inside each trap to preserve insects. Due to identification logistics, only ground and tiger beetles sampled at every other week were identified to the species level using the Manuel d'identification des Carabidae du Québec (Laroche, 1976). The identification of the reference specimens was confirmed by Yves Bousquet (Agriculture and Agri-Food Canada).

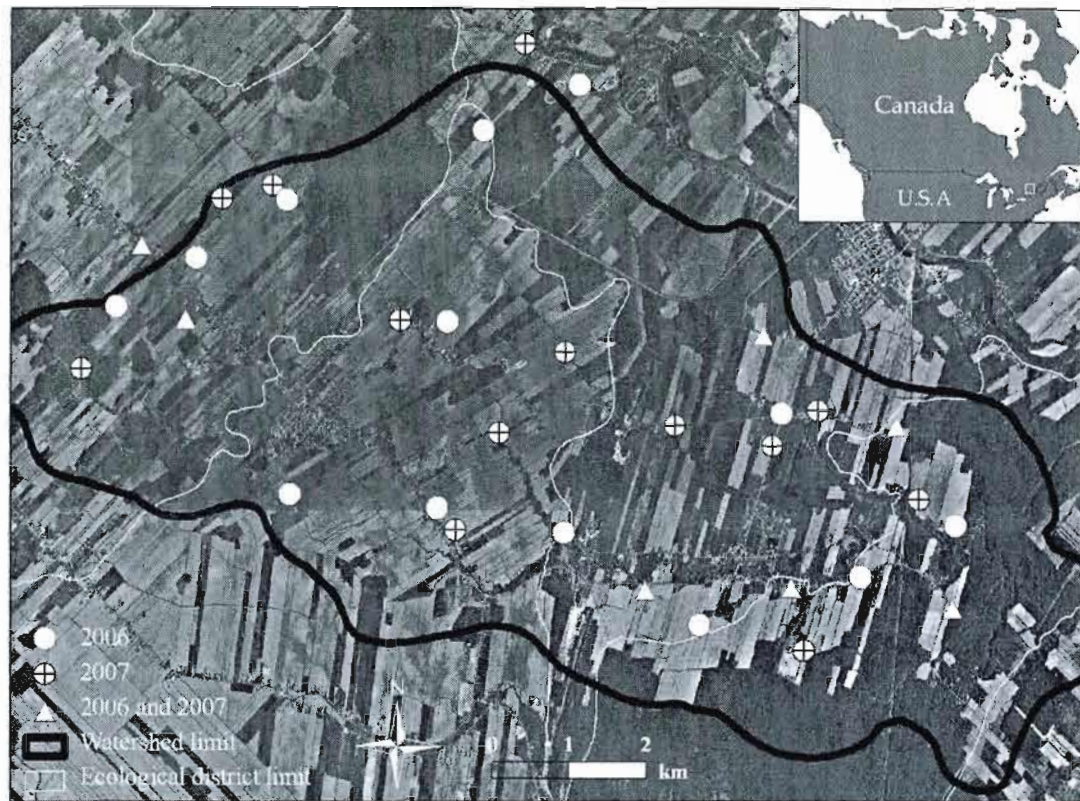


Figure 2.1 - Distribution of the 20 sites sampled in 2006 and 2007 across the Vacher creek watershed (Lanaudière, Quebec, Canada). The watershed, covering 69 km², was located about 40 km north-east of Montreal. Hierarchical classification of the territory was performed using the Ecological Reference Framework which divided the watershed into four major ecological districts. Each site represents a ditch that borders a corn field. Seven sites were common across both years.

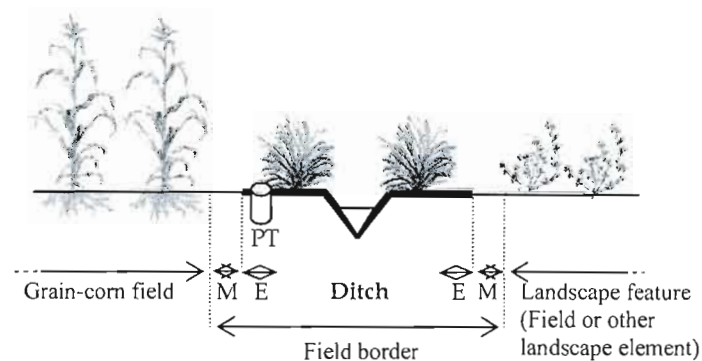


Figure 2.2 - Representation of a sampled site corresponding to a field border with a ditch in the center. In the case where the ditch was surrounded by two fields, the field border included the focal ditch and both field margins located on each side of the ditch. E=ditch edge, M=field margin, PT=pitfall trap.

2.3.2 Agronomic practices

Agronomic practices included descriptors about the studied field border and the agronomic practices conducted in the field next to it. Border descriptors included soil type (SAND, LOAM-CLAY, CLAY) and binary codes describing whether the border was mowed or not during the season (BORDER MOWING). Regarding the corn field, descriptors related to the seed characteristics included Corn Heat Unit (CHU), corn borer resistance (CORN BORER) and herbicide tolerance (HERBICIDE TOLERANCE). Other descriptors linked to the agronomic practices done in the corn field included variable describing whether the field was cultivated in corn the year before or not (ROTATION), sowing date (SOWING DATE), sowing rate (SOWING RATE), type of tillage classified as superficial or deep (TILLAGE), hoeing (HOEING), application of organic fertilizer (ORGANIC FERTILIZATION), application of post-emergence mineral fertilizer (POST-EMERGENCE FERTILIZATION), quantity of Nitrogen (NITROGEN), Potassium (POTASSIUM) and Phosphorus (PHOSPHORUS) applied to the field and phytosanitary treatments including the type of herbicide used (AMINO ACID, SULFONYLUREA, TRIAZIN) and the date of application (HERBICIDE DATE). In 2007, four agronomic descriptors were added due to changes in relation to 2006: the practice of direct-sowing (not performed in 2006) involved three categories of variables for tillage instead of one (DIRECT SOWING, SUPERFICIAL TILLAGE, DEEP TILLAGE), the application of pre-sowing mineral fertilizer (PRE-SOWING FERTILISATION) and the addition of one group of herbicide (OTHER HERBICIDE). Thus, 21 agronomic variables were estimated in 2006 and 25 in 2007. No insecticide or fungicide was applied in fields during the two years.

2.3.3 Local environment

The following local characteristics were measured regarding the border: width (BORDER WIDTH), presence of tree (TREE), presence of creek (CREEK) and vegetation richness (VEGETATION RICHNESS). Then, data from the corn field next to the border were taken into account: field area (FIELD AREA) and its spatial orientation (FIELD ORIENTATION). Finally, the type of the landscape element located in the other side of the ditch was also characterized (CORN, FODDER, OTHER CROP, FALLOW, WOODLAND or ROAD). In 2007, none of the studied borders was located next to a road so the variable ROAD was removed from the local descriptors in 2007. Overall, 12 local variables were estimated in 2006 and 11 in 2007.

2.3.4 Landscape structure

Aerial photos of the Vacher creek watershed, dated from 1998, were obtained from the Minister of Environment du Québec (MDDEP) and were updated using information gathered directly in the field. Circles of 200 m and 500 m radius were plotted around each site to delimit landscape descriptors (the 200 m scale was chosen in order to have enough landscape elements to calculate the descriptor values and over 500 m, it would have taken too much time to characterise the landscape based on field observations). In 2006 and 2007, landscape composition within each circle was determined by field observations. Then, spatial analyses of landscape structure (composition and configuration) were done using MapInfo (ESRI, 2000) and ArcGIS (ESRI, 2005). Regarding landscape composition, the area of the different landscape elements was calculated at both scales (i.e., 200 m and 500 m): corn (CORN), leguminous crops (soya or beans = BEAN), cereals (wheat, barley, oat or mixed cereals = CEREAL), fodder crops (grass, alfalfa, clover or mixed fodder = FODDER), other crops (potatoes, berries or other vegetable crops = OTHER CROP), fallow (FALLOW), pasture (PASTURE), woodland (WOODLAND), riparian vegetation (RIPARIAN VEGETATION), water (pool, creek or river = WATER), constructed area (CONSTRUCTED AREA), road or path (ROAD) and sand pit (SAND PIT). Then, landscape heterogeneity was evaluated by landscape richness (RICHNESS), representing the number of different landscape elements around each site (maximum of 13 different landscape elements, as described above), and landscape diversity (DIVERSITY) based on the proportion of the 13 landscape elements around each site and assessed by the Shannon index of diversity (Yoshida and Tanaka, 2005). Landscape configuration included the density of field borders (FIELD BORDERS), which was estimated as the density (in meter per hectare) of non-cultivated corridors available for insect dispersion, landscape patchiness expressed by the number of landscape element patches (PATCHINESS) and the number of non-crop patches (NON-CROP PATCHES). Some descriptors were linked to the 500 m circle only (the 200 m circle was too small to add these descriptors): the mean area of fields (MEAN AREA), the perimeter-to-area ratio of landscape elements (P/A) which provides information about the form of landscape elements and the quantity of frontiers between elements and finally the shortest distance to woodland (WOODLAND DISTANCE) due to their potential to shelter ground beetles over the winter. Note that the entire area and the entire perimeter of landscape elements were taken into account even if they overlap the focal

radius of 500 m. Overall, 18 landscape variables were estimated at 200 m and 21 variables at 500 m.

2.3.5 Statistical analyses

Ground and tiger beetle abundance was calculated using the total number of individuals collected during the entire sampling season (16 weeks). Given the high number of specimens collected and identification logistics, beetle diversity was estimated using Shannon index (Magurran, 2004) from half of the samples (i.e., every other week). Since sampling sites were not the same in 2006 and 2007 (except for 7 sites), data from the two years were analysed separately. Data were regrouped per site and per trap (20 sites, 4 traps per site, $n=80$). Analyses were performed using MATLAB® (MathWorks, 2000) (most of functions are available from the authors upon request). Two different analyses were performed: one for ground and tiger beetle abundance and one for ground and tiger beetle diversity. Each analysis was based on a variable selection procedure followed by a variation partitioning with the significant variables (Borcard, Legendre and Drapeau, 1992 ; Drapeau *et al.*, 2000 ; Peres-Neto *et al.*, 2006). The variable selection procedure used was a forward selection with permutation tests (999 permutations, $\alpha=0.05$; see Legendre and Legendre, 1998 for computational details) which consisted of selecting only the variables that had a significant effect on beetle abundance or diversity. The forward selection procedure was performed separately on each matrix (agronomic, local, landscape) in order to select only significant descriptors within each set. Note that landscape descriptors from both 200 m and 500 m scales were selected. A variation partitioning scheme was performed with the significant descriptors to compare the relative influence of descriptors at 200 m and 500 m scale in order to evaluate which scale was the most important. Then, another variation partitioning scheme was applied to quantify the unique contribution of each matrix (agronomic, local and landscape) on beetle abundance or diversity. Finally, regression slopes were calculated in order to determine the exact contribution of each significant predictor within sets.

2.4 RESULTS

2.4.1 Beetle abundance and diversity

In total, 23 820 beetles were trapped in 2006, including 6 575 ground and tiger beetles (27.6%) whereas 32 290 beetles were trapped in 2007, including 8 207 ground and tiger beetles (25.4%). The total abundance per trap (i.e., the total number of specimens collected in each trap from June to September) varied from 14 to 309 individuals in 2006, with a mean value of 82.19 ± 68.94 (standard deviation) individuals whereas in 2007 it ranged from 16 to 274 individuals with a mean value of 102.59 ± 58.30 individuals. In 2006, the total abundance per site (=per ditch) varied from 104 to 1 119 individuals with a mean value of 328.75 ± 265.66 individuals, whereas in 2007 it ranged from 169 to 749 individuals with a mean value of 410.35 ± 178.50 individuals (Figure 2.3a and b). The analyses of beetle diversity based on 8 weeks included 3 147 ground and tiger beetles in 2006 and 4 156 in 2007. Overall, 72 carabid and cicindelid species were identified, 66 species in 2006, 67 in 2007 and 58 species were common to both years. The total diversity per trap (Shannon index) varied from 0.49 to 2.84 in 2006 with a mean value of 1.61 ± 0.52 (standard deviation) whereas in 2007 it ranged from 0.41 to 2.56 with a mean value of 1.66 ± 0.44 . In 2006, the total diversity per site varied from 0.86 to 3.08 with a mean value of 1.95 ± 0.59 whereas it ranged from 0.74 to 2.56 with a mean value of 1.89 ± 0.45 in 2007 (Figure 2.3c and d).

2.4.2 Variation partitioning

In both 2006 and 2007, ground and tiger beetle abundance was most influenced by variables at 200 m than 500 m (Figure 2.4a and b). In 2006, the global model explained 86.4% of the variation in ground beetle abundance ($p < 0.001$, Figure 2.4e and Table 2.1). In this year, landscape structure was the most important factor (explaining 31.4% of variance, $p < 0.001$) whereas agronomic practices and local environment had only a small contribution (explaining 4.6% of variance, $p < 0.001$ and 7.3% of variance, $p < 0.001$, respectively). In 2007, the global model explained 29.9% of the variation in ground and tiger beetle abundance ($p < 0.001$, Figure 2.4f and Table 2.1). In this year, agronomic practices and landscape structure were quite similar in their contribution to beetle abundance (explaining 12.0% of variance,

$p < 0.001$ and 10.5% of variance, $p < 0.001$, respectively) and local environment did not contribute significantly ($p = 0.52$).

In 2006, ground and tiger beetle diversity was mainly influenced by variables at 500 m whereas in 2007 it was more influenced by variables at 200 m (Figure 2.4c and d). In 2006, the global model explained 67.4% of the variation in ground and tiger beetle diversity ($p < 0.001$, Figure 2.4g and Table 2.2). In this year, local environment was the most important factor (22.9% of variance, $p < 0.001$) just followed by landscape structure (19.6% of variance, $p < 0.001$) and lastly agronomic practices having a very small contribution (3.0% of variance, $p = 0.008$). In 2007, the global model explained 53.8% of the variation in ground and tiger beetle diversity ($p < 0.001$, Figure 2.4h and Table 2.2). In this year, landscape structure was by far the most important factor (30.5% of variance, $p < 0.001$) whereas agronomic practices and local environment presented small contributions (4.3% of variance, $p = 0.007$ and 3.8% of variance, $p = 0.012$, respectively).

2.4.3 Non-crop areas and landscape heterogeneity

In 2006, landscape richness within 200 m was the most important variable influencing ground and tiger beetle abundance (strong positive relationship, Table 2.1). The density of field borders within 200 m had also a positive effect on beetle abundance whereas riparian vegetation within 500 m had a negative effect (Table 2.1). In 2007, the distance to woodland was positively related to ground and tiger beetle abundance (Table 2.1). In 2006, the area in riparian vegetation within 500 m and landscape diversity within 500 m had a positive effect on ground and tiger beetle diversity whereas landscape diversity within 200 m had a negative effect (Table 2.2). Locally, the presence of woodland had a positive effect on beetle diversity whereas the presence of fallow had a negative effect (Table 2.2). In 2007, the area in woodland within 200 m and landscape diversity within 500 m had a positive effect on beetle diversity whereas the density of field borders within 200 m had a negative effect (Table 2.2).

2.5 DISCUSSION

In spite of the differences between years, the results showed that landscape structure is an important factor driving ground and tiger beetle abundance and diversity and that this factor is often more important than agronomic practices or local environment. This suggests that, in the Vacher creek watershed, ground and tiger beetle communities are less influenced by local factors and respond strongly to variables acting at larger scales (200 m and 500 m). In addition, non-crop areas and landscape heterogeneity were most often correlated with a greater abundance and diversity of ground beetles. This confirms the importance to maintain non-crop areas and heterogeneity in the agricultural landscape for conserving ground and tiger beetle abundance and diversity and, in further perspectives, to help control crop pests.

In comparison to agronomic practices and local environment, landscape structure represents a major factor explaining the variation in ground and tiger beetle abundance and diversity. Overall, the relative influence of landscape structure explained 10.5 to 31.5 % of the variation in beetle abundance or diversity (unique contribution, Figure 2.4). When considering the total contribution (including the contribution shared with agronomic and local descriptors), landscape structure was always the most influential factor, explaining between 13.3 and 63.5% of the variation (Figure 2.4). These results confirm the importance of taking into account landscape structure when studying ground and tiger beetle assemblages in order to determine, for instance, which landscapes or which landscape characteristics are related to a great abundance and diversity of beetles. In our study, variables acting on large scales appear to be much more important for ground and tiger beetles than local parameters. On one hand, this result contradicts previous European studies in which habitat (i.e., local environment) was the principal factor influencing ground beetle assemblage. For example, in Germany, Dauber *et al.* (2005) found that ground beetle richness was more influenced by habitat characteristics such as land-use (40% of variance) than landscape variables on 200 m scale (15% of variance). This was also the case for Jeanneret, Schüpbach and Luka (2003) in Switzerland (habitat: 16% of variance, landscape: 3% of variance, 200 m scale). Weibull and Östman (2003) also found that habitat type was the main factor influencing species composition of ground beetles (28% of variance) but landscape heterogeneity on 400 m scale explained also a significant component of the variation (25% of the variance). On the other hand, other studies found that variables acting on a large scale were more important than

local environment. According to Schweiger *et al.* (2005), whose study covered seven European countries, ground beetle assemblages were most influenced by large-scale landscape variables (land-use intensification and semi-natural elements on 4 x 4 km scale: 16% of variance) than local variables (habitat composition and diversity on 50 m scale: 3% of variance). Moreover, in France, Aviron *et al.* (2005) found that landscape unit (corresponding to 25 km² landscape) represented the most important factor influencing ground beetle assemblage, explaining 10% of the variation, whereas habitat characteristics explained 9% of the variation and landscape elements (woodland within 500 m) only 4%. According to the map of ground and tiger beetle abundance and diversity (Figure 2.3), it is possible that the differences in beetle assemblage in the Vacher creek watershed could also be due to variables acting on scales larger than 200 or 500 m because of the existence of some distribution patterns across the watershed. Interestingly, it has been found that the Vacher creek watershed presented different types of landscapes, i.e., landscapes with different land-use configurations (Ruiz *et al.*, 2008). In our case, the greatest diversity of ground beetles occurred in the East side of the watershed which was quite diversified and characterized by the presence of small fields and woodland whereas the lowest diversity was observed in the center of the watershed characterized by intensive farming plains with large fields and less diversified landscapes (Domon *et al.*, 2005).

Except in the case of ground and tiger beetle abundance in 2007, agronomic practices had only a small contribution (less than 5%) in explaining beetle abundance and diversity. This result is in agreement with studies that found no effect of farming system (Melnychuk *et al.*, 2003 ; Purtauf *et al.*, 2005) or agronomic practices such as tillage (Lalonde *et al.*, 2008) on ground beetle diversity or abundance. By contrast, many studies demonstrated that ground beetles were influenced by agronomic practices, showing a greater abundance in reduced tillage and reduced chemical use systems (Nash, Thomson and Hoffmann, 2008). Furthermore, results can depend on the species considered since some ground beetle species are more sensitive to agronomic practices than others (Carcamo, Niemala and Spence, 1995). So, the effect of agronomic practices on these sensitive species can be hidden when analysing the effect of agronomic practices on the total abundance. In our study, the relative influence of agronomic practices varied among species, being more important for some species than others (unpublished data) but, when considering all the species, ground and tiger beetle

assemblage is only slightly influenced by agronomic practices, which indicates that these beetles are globally not very sensitive to the agronomic practices measured in our study. Note that in 2007, ground and tiger beetle abundance was most influenced by agronomic practices probably because of the pre-sowing fertilisation (not performed in 2006, Table 2.1). Thus, fertilisation early in the season seems to negatively influence ground and tiger beetle abundance, perhaps because natural vegetation around fields is not sufficiently developed to provide shelter. That is why the season may be an important parameter to consider when studying beetle assemblage in agricultural landscapes (Maisonhaute, Peres-Neto and Lucas, in prep, see Chap. III). Overall, we found that ground and tiger beetles were slightly influenced by agronomic practices performed in corn fields and their borders and were more influenced by landscape structure. However, in some regions, it has been showed that landscape structure can be directly associated with agronomic practices. For instance, Millán de la Peña *et al.* (2003) observed that landscape openness was highly correlated with corn areas, which was characteristic of milk farms. In our case, the shared variance between agronomic and landscape descriptors was quite low ($\leq 6\%$, Figure 2.4), indicating that these descriptors are quite independent, which reinforces our result regarding the influence of landscape structure only.

Except in the case of ground and tiger beetle diversity in 2006, local environment had a small contribution (up to 7%) in explaining ground and tiger beetle assemblage. Although the characteristics of the sampled ditches were quite different (for example, in terms of vegetation richness and width), it seems that these characteristics did not affect beetle abundance and diversity. These results are in agreement with Marshall, West and Kleijn (2006) who found no effect of field border characteristics on ground beetle assemblage. However, other studies observed some differences. For instance, it has been found that the local environment (i.e., the vegetation) can differently influence ground beetle assemblage depending on their trophic group. Indeed, it has been found that carnivorous ground beetles prefer open vegetation, and herbivorous, which are directly dependant on plants for feeding, prefer an environment with great plant diversity (Harvey *et al.*, 2008). This may mean that herbivorous ground beetles are more sensitive to the local environment than are carnivorous or omnivorous ones. In our case, most of the trapped ground and tiger beetles (nearly 80%) were either carnivorous or omnivorous, so it not surprising that beetle abundance and

diversity are not strongly affected by the local environment. Except for the 2006 ground and tiger beetle abundance analysis, the shared variance between local and landscape descriptors is quite low (up to 9%, Figure 2.4). However, this shared variance between local and landscape descriptors is higher than the shared variance between agronomic and landscape descriptors, indicating that local and landscape descriptor are more strongly related. Actually, some landscape variables may indirectly include some of the characteristics of the local environment (for instance, when a woodland was next to the sampled ditch, the presence of woodland was considered as local variable, and the area in woodland within 200 m and 500 m was integrated to the landscape matrix).

When considering landscape variables only, both ground and tiger beetle abundance and diversity were greatly influenced by landscape structure (Abundance: 24.7 to 86.8 % of variance, Diversity: 55.76 to 63.65% of variance, Figure 2.4). Moreover, it seems that landscape composition was more important than landscape configuration to explain the differences in ground and tiger beetle abundance and diversity observed in the watershed. Most of the significant landscape variables were related to landscape composition (area in bean, corn, fodder crop, other crop, riparian vegetation, woodland, landscape richness and diversity, Table 2.1 and 2.2) and only few variables were related to landscape configuration (number of patches, density of field borders, distance to woodland, Table 2.1 and 2.2). According to Burel *et al.* (1998 ; 2004), landscape structure does not necessarily influence ground beetle diversity because a loss of species in an intensified managed landscape (characterized by a decrease of woodland and hedgerows) can be compensated by a gain of other species less sensitive to the perturbation, which in turn may induce a change in the species composition. A shift in ground beetle species composition was also observed by Millàn de la Peña *et al.* (2003) in relation to landscape homogenisation and openness (associated with areas of corn fields). Consequently, it may be difficult to determine whether landscape structure influences ground and tiger beetle assemblage, because some changes in landscape structure can induce a shift in the species composition without any change in abundance or diversity. However, it was not the case in our study because we found a significant influence of landscape structure on both ground and tiger beetle abundance and diversity as well as on the species assemblage.

When focusing on the different scales, ground and tiger beetle abundance was more influenced by variables at 200 m whereas ground and tiger beetle diversity was more influenced by variables at 500 m in 2006 and variables at 200 m in 2007 (Figure 2.4). The relative importance of these two scales greatly varied between analyses and years so we can suppose that these two scales are not sufficiently different to determine which one is the most important for these beetles. In summary, our results showed that ground and tiger beetles respond strongly to large-scale variables (in our case, 200 or 500 m). Other studies found an influence of landscape structure on ground beetles at similar scales (Aviron *et al.*, 2005: 500 x 500 m ; Dauber *et al.*, 2005: 250 m radius ; Weibull, Östman and Granqvist, 2003: 400 x 400 m). As no study was performed on larger scales, it is still uncertain how far landscape structure influences beetles assemblage.

Variation partitioning helps to provide an overall picture of the differences in sets of predictors. Our results support the idea that both non-crop areas (riparian vegetation, field borders and woodland) and landscape heterogeneity (landscape richness and diversity) were important drivers of ground and tiger beetle abundance and diversity (positive influence). We can also add the positive influence of fodder crop (Table 2.1) that can play the same role as non-crop areas because they represent grassland and were not perturbed by phytosanitary treatment. Indeed, several studies have also shown a positive effect of non-crop areas and landscape heterogeneity on predatory arthropods. For instance, non-crop areas are found to increase ground beetle richness (Purtauf, Dauber and Wolters, 2005) and spider abundance and richness (Clough *et al.*, 2005 ; Schmidt *et al.*, 2005 ; Thorbek and Topping, 2005), whereas landscape diversity was related to a greater diversity of spiders (Clough *et al.*, 2005) and ground beetles (Weibull and Östman, 2003). Recently, in U.S.A, Werling and Gratton (2008) confirmed these results, in which ground beetle diversity in potatoes field increased with the surface in non-crop areas at large scales (1.5 km). Overall, these studies underline the need to conserve non-crop areas in agricultural landscape as well as a diversity of elements in order to increase the chance of predatory arthropods finding suitable habitats for reproduction or overwintering.

As predatory beetles play an important role in the biological and natural control of crop pests, it is interesting to know which parameters most strongly influence their abundance and diversity in agricultural landscapes. Our study showed that ground and tiger beetle

abundance and diversity respond globally to large-scale variables and are less sensitive to the agronomic practices performed in fields nearby the sampling sites and the local environment that characterised the sampling sites. Therefore, environmental management with the goals of increasing predatory beetle abundance and diversity should take into account not only the local characteristics of the habitat but also the characteristics of the surrounding landscape. However, since there are only few studies at the landscape scale, it is quite difficult to determine exactly the appropriate working scale. In our case, ground and tiger beetles seem to respond strongly to variables acting in 200 m and 500 m radii. Our results also underline the importance of conserving non-crop areas, grassland and landscape heterogeneity in agricultural landscapes in order to maintain a greater abundance and diversity of predatory beetles. Thus, in terms of conservative biological control, it could be feasible to manage agricultural landscapes to increase predatory beetle populations and diversity, for instance, by conserving field borders and woodland, maintaining fallows or diversifying crops in agricultural landscapes. Finally, it would be interesting to determine if all ground beetle species respond in the same way to landscape structure or if some differences related to their biological or ecological characteristics can be identified.

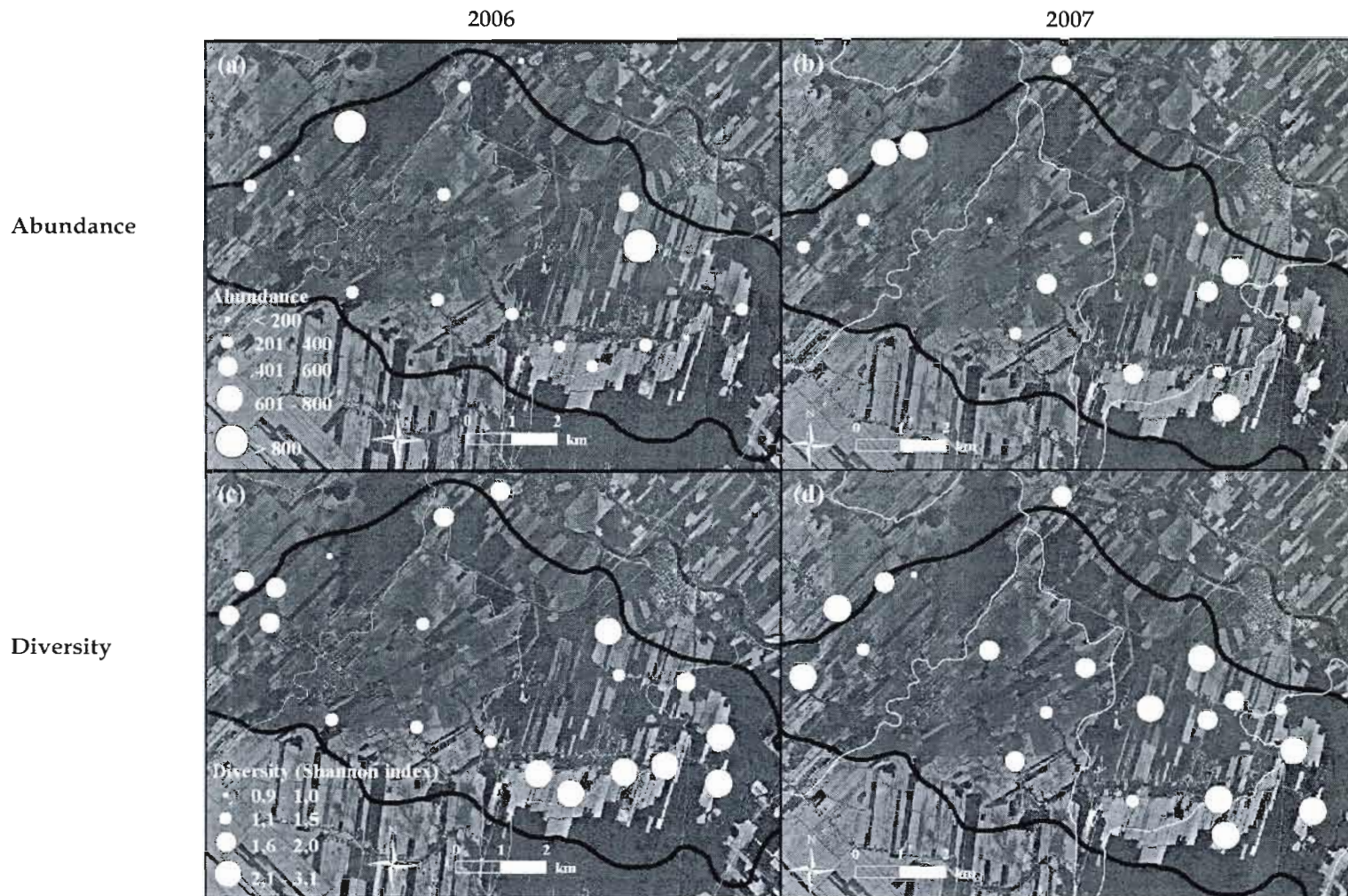


Figure 2.3 - Ground and tiger beetle assemblage across the Vacher creek watershed: Abundance in 2006 (a) and 2007 (b) and diversity in 2006 (c) and 2007 (d). Sizes of circles are proportional to beetle abundance or diversity.

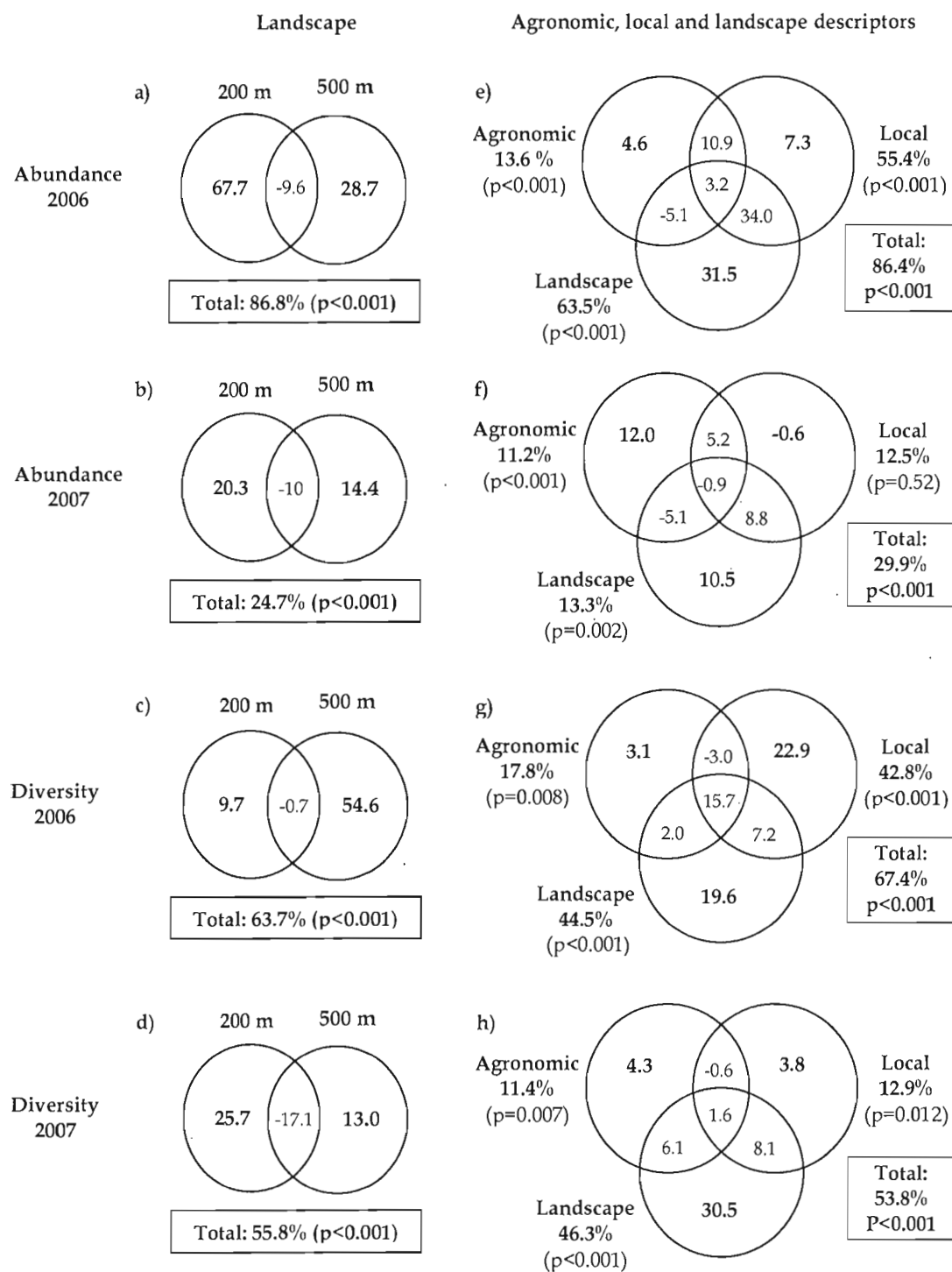


Figure 2.4 - Variation partitioning between landscape descriptors at 200 m and 500 m (a, b, c, d) and between agronomic, local and landscape descriptors (e, f, g, h) to explain differences in ground and tiger beetle abundance and diversity in two consecutive years, 2006 and 2007.

Table 2.1 - Global model of variable selection and variation partitioning between agronomic, local and landscape descriptors explaining the variation in ground and tiger beetle abundance in 2006 and 2007. R^2 and explained fraction correspond to adjusted values; a positive slope represents a positive influence.

Year	Selected variables	F	P	Slope	Explained Fraction (%)
2006	Agronomic practices		0.001	-	4.61
	ROTATION	6.93	0.016	-15.83	-
	LOAM-CLAY	10.73	0.005	-26.13	-
	Local environment		0.001	-	7.34
	VEGETATION RICHNESS	23.83	0.001	-38.09	-
	FODDER	25.61	0.001	-44.25	-
	TREE	17.62	0.001	-13.92	-
	FIELD ORIENTATION	25.04	0.001	15.61	-
	Landscape structure		0.001	-	31.41
	RICHNESS 200M	17.65	0.001	90.23	-
	BEAN 200M	7.35	0.003	22.19	-
	BEAN 500M	5.83	0.021	-32.20	-
	OTHER CROP 200M	4.08	0.026	-48.61	-
	CORN 200M	7.48	0.007	31.14	-
	FIELD BORDERS 200M	5.03	0.029	18.51	-
	RIPARIAN VEGETATION 500M	5.54	0.019	-23.82	-
	PATCHINESS 200M	4.91	0.032	-24.64	-
	FODDER 200M	9.70	0.003	25.41	-
	Total		0.001	-	86.36
2007	Agronomic practices		0.001	-	12.03
	PRE-SOWING FERTILISATION	7.69	0.011	-24.77	-
	Local environment		0.052	-	-0.58
	FODDER	12.31	0.003	4.28	-
	Landscape structure		0.002	-	10.50
	WOOD DISTANCE	4.80	0.024	12.80	-
	CORN 200M	8.32	0.006	-25.11	-
	Total		0.001	-	29.93

Table 2.2 - Global model of variable selection and variation partitioning between agronomic, local and landscape descriptors explaining the variation in ground and tiger beetle diversity in 2006 and 2007; R^2 and explained fraction correspond to adjusted values; a positive slope represents a positive influence.

Year	Selected variables	F	P	Slope	Explained fraction (%)
2006	Agronomic descriptors	-	0.008	-	3.05
	TRIAZIN	7.84	0.007	0.13	-
	Local descriptors	-	0.001	-	22.88
	FIELD ORIENTATION	17.99	0.001	-0.31	-
	FALLOW	5.24	0.023	-0.14	-
	WOODLAND	6.02	0.013	0.11	-
	Landscape descriptors	-	0.001	-	19.63
	RIPARIAN VEGETATION 500M	43.38	0.001	0.12	-
	DIVERSITY 500M	14.54	0.002	0.04	-
	DIVERSITY 200M	10.80	0.002	-0.28	-
	Total	-	0.001	-	67.43
2007	Agronomic descriptors	-	0.007	-	4.28
	HERBICIDE TOLERANCE	7.89	0.008	0.11	-
	Local descriptors	-	0.012	-	3.83
	OTHER CROP	6.54	0.013	-0.10	-
	Landscape descriptors	-	0.001	-	30.53
	OTHER CROP 200M	12.82	0.001	-0.16	-
	WOODLAND 200M	27.66	0.001	0.18	-
	FIELD BORDERS 200M	11.60	0.002	-0.08	-
	DIVERSITY 500M	5.06	0.035	0.08	-
	Total	-	0.001	-	53.82

Le troisième chapitre est présenté sous forme d'un article scientifique qui va être soumis pour publication. Le deuxième chapitre a démontré que la structure du paysage était un facteur déterminant pour expliquer l'assemblage des carabes en milieu agricole, souvent plus que les pratiques agronomiques et les caractéristiques locales de l'environnement (habitat). Cependant, en milieu tempéré, le paysage agricole est très changeant au fil des saisons. Il est alors intéressant de savoir si l'influence du paysage sur les carabes subit également une variation saisonnière. Notre principale hypothèse est donc que l'effet du paysage devrait être plus marqué en milieu de saison (juillet-août) lorsque les cultures sont bien développées. De plus, l'influence du paysage devrait varier en fonction des caractéristiques biologiques et écologiques de chaque espèce.

CHAPITRE III

SEASONAL MODULATION OF LANDSCAPE EFFECTS ON GROUND AND TIGER BEETLE ASSEMBLAGE

Julie-Éléonore MAISONHAUTE, Pedro PERES-NETO et Éric LUCAS

3.1 ABSTRACT

Since predatory arthropods are known to disperse across agricultural landscapes, their assemblages can be directly influenced by landscape structure (landscape composition and configuration). In temperate areas, agricultural landscapes undergo drastic seasonal changes that can affect arthropod communities. The aim of this study was to test whether landscape effects on predatory beetles (Coleoptera: Carabidae and Cicindelidae) vary throughout the season. Our main hypothesis was that predatory beetle assemblage was more influenced by landscape structure at mid-season (July-August) when vegetation is fully developed. We also hypothesized that differences among species were related to their biological and ecological characteristics. Ground and tiger beetles were sampled with pitfall traps in 20 ditch borders adjacent to corn fields, in the Vacher creek watershed (Quebec, Canada). Sampling occurred from early June to the end of September in 2006 and 2007. Landscape cartography was measured at 200 and 500 m radius at each site. As predicted, landscape structure had a strong seasonal component in structuring these communities. The greatest influence of landscape effect on predatory beetle assemblage occurred at mid-season. At the species level, similar results were obtained for species abundance, and some variations were detected across beetle species. Landscape effect on *Harpalus pensylvanicus* was the most variable throughout the season (between 1.7 to 67%) whereas landscape effect on *Poecilus lucublandus* was the least variable (between 23.1 to 42.4%). Our results emphasize the importance of considering seasonality and species characteristics when assessing landscape-scale effects on arthropods communities in temperate agrosystems. However, future studies are needed to explain, in detail, differences between species.

Keywords *Bembidion quadrimaculatum*, *Harpalus pensylvanicus*, Landscape structure, *Poecilus lucublandus*, *Pterostichus melanarius*, community structure

3.2 INTRODUCTION

Agricultural landscapes vary across geographical locations and levels of human activities. However, all agricultural landscapes can be defined as mosaics of crop and non-crop (or natural) patches that are managed at different levels of intensity (Blackshaw and Vernon, 2006). In agricultural landscapes, predatory arthropods are influenced by landscape structure, which includes landscape composition (the proportion of different landscape elements) and configuration (the spatial arrangement of these elements). Interestingly, many predatory arthropods, including ground beetles, are known to move cyclically between fields and non-crop areas (Thomas *et al.*, 2001 ; Wissinger, 1997). Non-crop areas provide food resources, shelters, reproductive or overwintering sites for numerous predatory arthropods (Dennis, Thomas and Sotherton, 1994 ; Sotherton, 1985). Therefore, increasing the proportion of non-crop areas in agricultural landscapes can help control crop pests by enhancing the abundance or diversity of predatory arthropods such as spiders (Clough *et al.*, 2005), ladybirds (Burgio *et al.*, 2004) and ground beetles (Purtauf *et al.*, 2005). Increasing the proportion of non-crop areas may also increase parasitism rates (Thies, Steffan-Dewenter and Tscharntke, 2003) and reduce aphid establishment (Östman, Ekbom and Bengtsson, 2001). Furthermore, landscape heterogeneity (i.e., diversity) is generally related to a greater richness or diversity of arthropods including butterflies (Kerr, Southwood and Cihlar, 2001), epigaeic beetles (Romero-Alcaraz and Ávila, 2000) and ground beetles (Weibull, Östman and Granqvist, 2003 ; Werling and Gratton, 2008). Landscape heterogeneity is also essential for spider persistence (Thorbek and Topping, 2005). Consequently, a heterogeneous landscape could support a greater diversity of predatory arthropods, which can increase ecosystem stability (Altieri, 1994). Finally, landscape fragmentation can affect the natural control of crop pests through their effects on predatory arthropods. Indeed, previous studies have shown that landscape fragmentation can have either positive or negative effects on predatory arthropods. For example, there can be a positive effect on predatory arthropods when species richness and density of ladybirds increase (Grez *et al.*, 2004 ; Zaviezo *et al.*, 2006). A negative effect on predatory arthropods can occur when the viability of forest ground beetles is reduced (Pichancourt, Burel and Auger, 2006). Overall, it has been demonstrated that there is an important effect of landscape structure on predatory arthropods.

However, in temperate countries, agricultural landscapes change drastically within the crop season as a function of crop and non-crop plant growth. In Quebec (Canada), agriculture lands are covered by snow in the winter. Regrowth of natural vegetation occurs just after the thaw in spring. Natural vegetation becomes well developed in the summer, and fades again in the fall. Crops are thus fully developed in the summer. Crops start to grow in the spring (sowing usually occurred in April-May, sometimes in June, depending on the crop and the geographical location) and are harvested in the late summer and the fall (usually from the end of August to November). Although some studies have focused on the influence of the season on arthropod assemblage (Boivin and Hance, 2003 ; French and Elliott, 1999 ; Juen and Traugott, 2004) or the influence of landscape structure on arthropods (Schweiger *et al.*, 2005 ; Werling and Gratton, 2008), no study to date has considered how the effect of landscape structure on arthropod communities varies throughout the season.

Previous studies have revealed that ground beetles can be influenced in different ways by landscape structure depending on their biological and ecological characteristics. For instance, it has been shown that landscape simplification (related to a decrease of non-crop areas) negatively affects ground beetle species richness (Purtauf, Dauber and Wolters, 2005). Furthermore, the intensity of the response varies according to beetle trophic groups. In one study, carnivorous beetles were more affected by landscape simplification than phytophagous beetles, and omnivorous beetles were not affected at all (Purtauf, Dauber and Wolters, 2005). Moreover, it appears that ground beetles are influenced differently by landscape structure depending on their size and flight ability. Larger ground beetles that are often apterous, are more abundant in less perturbed and closed landscapes with higher densities of hedgerows, whereas small, more mobile beetles, are more abundant in perturbed and open landscapes (Aviron *et al.*, 2005 ; Millán de la Peña *et al.*, 2003).

The aim of this study was to determine whether landscape effects on predatory arthropods assemblage (Coleoptera: Carabidae and Cicindelidae) vary throughout the growing season. Our main hypothesis was that landscape effect would be greatest in the middle of the season (July-August) when crops and natural vegetation are well developed. Landscape effects were predicted to be higher mid-season than in the beginning of the season (June) when bare soils are frequent or in the end of the season (September) when some crops (e.g., cereals) are harvested. We also wanted to determine if the seasonal effect of landscape

structure (i.e., landscape composition and configuration) was the same for all species or if there were some differences related to species biological and ecological characteristics. First, an analysis of ground and tiger beetle assemblage (including all ground and tiger beetle species) was performed. Then, we focused on the landscape effects throughout the season at the species level, focusing on their biological and ecological characteristics (trophic group, size, flight ability) and using the four most abundant species trapped in the watershed: *Pterostichus melanarius* (Illiger, 1798), *Poecilus lucublandus lucublandus* (Say, 1823), *Harpalus pensylvanicus* (DeGeer, 1774) and *Bembidion quadrimaculatum oppositum* Say, 1823. Based on the "trophic group hypothesis" (Purtauf, Dauber and Wolters, 2005), the seasonal variation of landscape effects should be greater for the carnivorous beetle *B. quadrimaculatum* than the other species that are omnivorous (*P. melanarius*, *P. lucublandus* and *H. pensylvanicus*, Table 3.1 and 3.2). In our study, size and flight abilities were not systematically related (Table 3.1). Therefore, based on the "size hypothesis" (Aviron *et al.*, 2005 ; Millàn de la Peña *et al.*, 2003), the seasonal variation of landscape effects should be the most important for *P. melanarius*, which is the largest of the four species, and should be the least important for *B. quadrimaculatum*, the smallest species (Table 3.1 and 3.2). We would expect intermediate variation for *H. pensylvanicus* and *P. lucublandus*. Finally, based on the "flight hypothesis" (Aviron *et al.*, 2005 ; Millàn de la Peña *et al.*, 2003), the seasonal variation of landscape effects should be greater for *P. melanarius* and *P. lucublandus* (occasional fliers) than *H. pensylvanicus* and *B. quadrimaculatum* (frequent fliers).

3.3 METHODS

3.3.1 Study area and sampling

Ground and tiger beetles were sampled in the Vacher creek watershed (Quebec, Canada, 45° 5' N, 73° 3' W), which was the focal area for a larger project on landscape management (Ruiz *et al.*, 2008) and a previous study involving the relative influence of landscape structure on ground beetles (Maisonhaute, Peres-Neto and Lucas, in prep, see Chap. II). Sampling of ground and tiger beetles was performed during the summers of 2006 and 2007 and was carried out on 20 ditch borders adjacent to corn fields. Seven ditches were sampled in both years. A total of 80 pitfall traps (four traps per site), initially filled with approximately 100 ml of propylene glycol (car antifreeze, low toxicity) diluted with water (1:1), were installed across the watershed. The sampling was conducted once every two weeks, from the beginning of June to the end of September (totalling 8 sampling weeks). This sampling period allowed us to collect both spring-breeding and autumn-breeding species. Once collected, ground and tiger beetles were identified in the lab to the species or morphotype level using the Manuel d'identification des Carabidae du Québec (Larochelle, 1976) and identifications were confirmed by Yves Bousquet (Agriculture and Agri-food Canada).

3.3.2 Landscape structure

Aerial photos of the Vacher creek watershed dating from 1998 were updated using information gathered in the field in 2006 and 2007. Circles of 200 m and 500 m radius were plotted around each site (to delimit landscape and matrix descriptors were measured at each scale. Land occupation within each circle was determined by field observations. Then, landscape composition and configuration were analysed using MapInfo (ESRI, 2000) and ArcGIS (ESRI, 2005). First, the area of the different landscape elements was calculated to determine the composition of corn, leguminous crops (soya and beans), cereals (wheat, barley, and oat), fodder crops (grass, leguminous and mixed), other crops (potatoes, berries and other vegetable crops), fallow, pasture, woodland, riparian vegetation, water, sand pit, constructed area and road or path. Landscape heterogeneity was evaluated by landscape richness (number of different landscape elements) and landscape diversity was assessed by the Shannon index of diversity using the proportion of the different landscape elements

(Yoshida and Tanaka, 2005). Landscape configuration was determined by the density of field borders, patchiness (number of landscape element patches) and the number of non-crop patches. Few landscape descriptors were exclusively associated with the 500 m matrix: the shortest distance to woodland, the mean area of fields and the perimeter-to-area ratio of landscape elements.

3.3.3 Statistical analyses

Five analyses were performed: one for the ground and tiger beetle species assemblage and four analyses for the species abundance (one per species). The effect of landscape structure (i.e., landscape composition and configuration) on the species assemblage (abundance matrix of all species: 80 traps x 66 species in 2006 and 67 species in 2007) and the abundance each one of the four species (*P. melanarius*, *P. lucublandus*, *H. pensylvanicus* and *B. quadrimaculatum*; 80 traps x 1 species) was evaluated monthly (June-July-August-September). Because of the presence of zeroes in the species matrix (species assemblage analysis only), data were transformed using a Hellinger transformation (Legendre and Gallagher, 2001). Analyses were performed using MATLAB® (MathWorks, 2000) (functions are available from the authors upon request). All the analyses were based on a variable selection followed by a variation partitioning (Borcard, Legendre and Drapeau, 1992 ; Drapeau *et al.*, 2000 ; Peres-Neto *et al.*, 2006). The variable selection based on a forward selection (entrance criteria based on permutation tests using 999 permutations with $\alpha=0.05$ for each individual variable) was performed to select an important subset of landscape descriptors at each scale (200 m and 500 m). Then, a variation partitioning between landscape descriptors at 200 m and 500 m was performed to evaluate the contribution of landscape structure at each of these scales to explain ground and tiger beetle assemblage. Finally, regression slopes were calculated in order to determine the exact contribution of each significant predictor within sets.

3.4 RESULTS

3.4.1 Species assemblage

Analyses were performed on 3 147 ground and tiger beetles in 2006 and 4 156 in 2007. In total, 72 species were identified (66 in 2006 and 67 in 2007). The four most abundant species represented about 70% of the total ground and tiger beetles: 1 247 individuals of *Pterostichus melanarius* were collected in 2006 (39.6%) and 1 035 in 2007 (24.9%), 433 individuals of *Poecilus lucublandus* were collected in 2006 (13.8%) and 298 in 2007 (7.20%), 298 individuals of *Harpalus pensylvanicus* were collected in 2006 (9.5%) and 783 in 2007 (18.8%) and 251 individuals of *Bembidion quadrimaculatum oppositum* were collected in 2006 (8.0%) and 737 in 2007 (17.7%; Figure 3.1).

The total abundance predatory beetles caught each month greatly varied throughout the season (between 497 and 1201 in 2006 and between 570 and 1 470 in 2007), with small values in June, increasing in July and August then decreasing again in September (Figure 3.2c). The maximal abundance was observed in August in both years. The variation in species richness was quite marked (between 33 and 48 in 2006 and between 40 and 50 in 2007) and was also low in June, increased in July then decreased in August and September (Figure 3.2a). The maximal species richness was observed in July in both years. Beetle diversity (Shannon index) varied less throughout the season (between 2.12 and 2.29 in 2006 and between 2.25 and 2.62) and, contrary to the species richness, beetle diversity was minimal in July in both years (Figure 3.2b).

The highest landscape effect on the species assemblage (i.e., the abundance matrix of all ground and tiger beetle species) was observed in July 2006 and August 2007 (Figure 3.2d). In 2006, landscape structure explained 21.5% of the variation in June, 42.8% in July, 41.4% in August and 24.5% in September whereas in 2007, landscape structure explained 32.9% of the variation in June, 33.9% in July, 44.6% in August and 39.2% in September (Figure 3.2d). Landscape variables at both 200 m and 500 m appeared significant to explain differences in ground and tiger beetle species assemblage. However, it is quite difficult to determine which variables are the most important because of the high number of variables involved and because it was not necessary the same variables that appear significant across month. Details of all the landscape variables involved are not presented here but are available on request.

3.4.2 Ground beetle species

The highest abundance of *P. melanarius* was observed in July 2006 and August 2007, whereas landscape effects reached a maximum in July for both years (Figure 3.3). In 2006, landscape structure explained 74.1% of the variation in June, 85.6% in July, 81.9% in August and 46.8% in September. In 2007, landscape structure explained 47.5% in June, 84.8% in July, 55.2% in August and 43.2% in September.

The highest abundance of *P. lucublandus* was observed in August 2006 and September 2007, whereas landscape effects reached a maximum in August 2006 and July 2007 (Figure 3.3). In 2006, landscape structure explained 24.9% of the variation in June, 24.2% in July, 40.4% in August and 23.1% in September. In 2007, landscape structure explained 23.6% of the variation in June, 42.4% in July, 30.0% in August and 23.5% in September.

The highest abundance of *H. pensylvanicus* was observed in August in both 2006 and 2007, whereas landscape effects reached a maximum in July in both years (Figure 3.3). In 2006, landscape structure explained 1.7% of the variation in June, 61.1% in July, 26.8% in August and 20.2% in September. In 2007, landscape structure explained 12.6% of the variation in June, 67% in July, 55.4% in August and 9.2% in September.

Finally, the highest abundance of *B. quadrimaculatum* was observed in August 2006 and July 2007, whereas landscape effects reached a maximum in August of both years (Figure 3.3). In 2006, landscape structure explained 40.6% of the variation in June, 33.1% in July, 41.1% in August and 15.3% in September. In 2007, landscape structure explained 8.9% in June, 37.8% in July, 45.4% in August and 8.8% in September.

All the landscape variables that influence ground abundance are listed in Appendix B.

3.5 DISCUSSION

It is well known that ground beetle assemblages can experience seasonal variation (Carmona and Landis, 1999 ; Retho, Gaucherel and Inchausti, 2008) and it has been found that landscape structure can influence ground beetle assemblages (Gaucherel, Burel and Baudry, 2007 ; Werling and Gratton, 2008). However, no previous study has evaluated the seasonal variation of landscape effects on ground beetle assemblage. Our novel results revealed that landscape effects on predatory beetle assemblage varied throughout the season. The seasonal effect of landscape was also evident for each species individually (Figure 3.3), in addition to ground and tiger beetle species assemblage (Figure 3.2). Individual ground beetle abundance was more influenced more by landscape structure in July and August. Throughout the season, landscape effects presented some variations among species.

As predicted, landscape effect on ground and tiger beetle assemblage was maximal at mid-season (July or August) when crops and natural vegetation are fully developed (Figure 3.2d). The landscape effect on species assemblage was quite low in June, when crops and vegetation began to growth. Landscape effects increased in July and August, when vegetation and crops were well developed. Finally, the effect decreased in September, when some crops were already harvested (e.g., cereals) and vegetation began to fade. Since non-crop areas are important for predatory beetles for shelter, reproduction and overwintering sites (Jopp and Reuter, 2005 ; Zangger, Lys and Nentwig, 1994), the growth rate of the natural vegetation in agricultural landscapes may influence ground and tiger beetle assemblage. Moreover, the growth rate of all the crops could influence ground and tiger beetle assemblage. When crops are well developed, they can shelter many arthropods (including pests) that can represent a source of food for predatory beetles. Consequently, it is not surprising that the landscape effects on ground and beetle assemblage vary throughout the season, in part due to crop and natural vegetation growth.

When considering each beetle species individually, landscape effects were also maximal in mid-season (R^2 between 40 and 86%, Figure 3.3) in July or August, depending on the year and the species considered. We can generally evaluate that the magnitude of the seasonal variation of landscape effects follows the order: *H. pensylvanicus* > *B. quadrimaculatum* > *P. melanarius* > *P. lucublandus*. The landscape effect on *H. pensylvanicus* presented the greatest

variation throughout the season (R^2 between 1.7 and 61.1% in 2006 and between 9.2 and 67.0% in 2007), whereas the landscape effect on *P. lucublandus* presented the lowest variation throughout the season (R^2 between 23.1 and 40.4 % in 2006 and between 23.5 and 42.4%). Generally, the four beetle species presented great seasonal variations of the landscape effects, however, some differences can be observed. These differences may be partially due to different biological or ecological characteristics among species (Table 3.1).

To determine which characteristics best explain ground beetle assemblage, three hypotheses were tested. These hypotheses were based on ground beetle literature and included the characteristics of trophic group, size and flight ability (Table 3.2). In terms of the "trophic group hypothesis" (i.e., carnivorous beetles will be more influenced by landscape structure), our results do not correspond to the hypothesis prediction (*B. quadrimaculatum* > *P. melanarius*, *P. lucublandus*, *H. pensylvanicus*). The seasonal variations of the landscape effects on the omnivorous species, *P. melanarius*, *P. lucublandus* and *H. pensylvanicus* were more important than expected, and the landscape effect on *B. quadrimaculatum*, which is carnivorous, did not presented the greatest variation throughout the season. Contrary to the prediction, it was the omnivorous species *H. pensylvanicus* that presented the greatest seasonal variation of the landscape effects. Thus, the "trophic group" hypothesis cannot help predict the landscape effects on ground beetles throughout the season.

Based on the size hypothesis (i.e., large species will be more influenced by landscape structure), the landscape effect should have presented the greatest variation throughout the season for *P. melanarius* and the lowest variation for *B. quadrimaculatum* (*P. melanarius* > *H. pensylvanicus* > *P. lucublandus* > *B. quadrimaculatum*). This trend was not observed in our results. Rather, the landscape effect on *P. melanarius* was the most important, but was not the most variable throughout the season. Furthermore, the landscape effect on *B. quadrimaculatum* was one of the most variable throughout the season. However, the seasonal variation of the landscape effects on *P. lucublandus* (which is of medium size) was quite important, as expected. The seasonal variation of landscape effect was the most important for *H. pensylvanicus*, although it is not the largest of the four species. As we used the mean size for each species based on literature (Table 3.1), the size hypothesis may not be a relevant hypothesis in determining the seasonal variation of landscape effects on ground beetles.

Alternatively, *H. pensylvanicus* could be considered as a large species, like *P. melanarius*. Therefore, since the size classifications can be subjective, only considering the size of the beetles does not appear to be a good indicator to determine the seasonal variation of landscape effects on ground beetles.

Finally, regarding the flight hypothesis (occasional fliers will be more influenced than frequent fliers), results are in contradiction with the predicted results (*P. melanarius*, *P. lucublandus* > *H. pensylvanicus*, *B. quadrimaculatum*). *Pterostichus melanarius* and *P. lucublandus* presented quite important seasonal variations of landscape effects, but not superior to *H. pensylvanicus* and *B. quadrimaculatum* ones. As frequent fliers, *H. pensylvanicus* and *B. quadrimaculatum* should have experienced no (or little) seasonal variation of the landscape effects. Contrary to our expectations, the seasonal variation of landscape effects was maximal for these two species, suggesting that frequent fliers are also influenced by landscape structure throughout the season and that they are more influenced than occasional fliers. However, there was not a marked difference between frequent and occasional flier response. For this reason, the flight ability seems not to be enough to determine the landscape effects on ground beetles abundance throughout the season. Overall, it is difficult to say which one of the hypotheses associated with trophic group, size or flight ability can predict the landscape effects on ground beetles abundance throughout the season. Rather, a combination of various biological and ecological characteristics may better predict ground beetle species abundance. Additionally, environmental variables such as temperature or soil type may be involved.

Since ground beetle species are not influenced by the same landscape variables, the influence of landscape structure can vary throughout the season depending on which beetle species are considered. It has been shown that *H. pensylvanicus* is influenced by both habitat patch size and season, as it was more abundant in 1 m² patches in July and in mowed areas in September and October (Crist and Ahern, 1999). Along the lines of our results, this finding suggests different influences of landscape structure throughout the season. Moreover, Ellsbury *et al.* (1998) found that *H. pensylvanicus* was more abundant in low-input areas with a higher occurrence of weeds. Therefore, the seasonal variation of landscape effects on *H. pensylvanicus* could also be related to the schedule of phytosanitary treatments (e.g., herbicide

application) in fields and to the vegetation development (productivity) or prey availability in non-crop areas (because of the presence of weeds). In our study, *H. pensylvanicus* abundance was always positively correlated with non-crop areas throughout the season (fallow areas in June 2006, August and September 2007; pasture in July 2006, July and August 2007; woodland in July 2007; riparian vegetation in June, July and August 2007; and the density of borders in August 2006, Appendix B). Consequently, this finding supports that the variation in landscape effect on *H. pensylvanicus* may also be explained by vegetation development or variation in prey availability in non-crop areas.

Kinnunen, Tiainen and Tukia (2001) found that *B. quadrimaculatum* in Finland was more frequent in potato and cereal fields than in leys. These results support our findings regarding cereal fields (*B. quadrimaculatum* abundance positively correlated with area in cereal in July 2006, Appendix B), but not regarding leys (*B. quadrimaculatum* abundance positively correlated with pasture in June 2006, Appendix B). Therefore, variation in landscape effect on *B. quadrimaculatum* may also be explained by vegetation development, variation in prey availability (or treatments performed in cereal fields) or variation in grazing intensity in pasture throughout the season.

Variations in dispersal ability throughout the season may also explain some of the seasonal modulation of landscape effects on ground beetles. European studies revealed that *P. melanarius* dispersal depends on habitat and satiation state (Fournier and Loreau, 2002 ; Wallin and Ekbom, 1988), sex (female: 23.7 m² per day, male 27.9 m² per day) and season (June- July : between 2.4 to 2.8 m per day, end of July-middle of August: 5.2 m per day) (Thomas, Parkinson and Marshall, 1998). These studies suggest that *P. melanarius* is more active in July-August than early in the season, which may explain why *P. melanarius* is more influenced by landscape structure at mid-season. Moreover, it appears that *P. melanarius* dispersal also depends on the landscape structure. In Sweden, Wallin and Ekbom (1988) found that *P. melanarius* movement depends on the surrounding environment (field versus wood). In France, Retho, Gaucherel and Inchausti (2008) observed that the *P. melanarius* dispersal pattern (from fields to non-crop areas in winter) depends on both landscape composition and configuration, with a greater dispersal from small fields surrounded by few large-size patches. In summary, *P. melanarius* dispersal appears to depend on both the season

and the landscape structure, which can explain why *P. melanarius* experienced a great seasonal variation of the landscape effects.

Finally, Ellsbury *et al.* (1998) found that *P. lucublandus* was a dominant species in wheat and soybean in Dakota (USA). From this, it can be assumed that the variation of landscape effects throughout the season may be related to the development of these crops or variation in prey availability in these crops throughout the season. However, we did not find that the abundance of *P. lucublandus* was positively related to area of wheat or soybean (Appendix B).

In conclusion, this study demonstrates that there is an important seasonal modulation of the landscape effects on predatory beetle assemblage. Furthermore, landscape effects are the most important in mid-season (July-August), when crops and natural vegetation are well developed. The four most abundant ground beetle species trapped in the Vacher creek watershed responded similarly, with variations that may be partially linked to the characteristics of each species. However, none of the hypotheses that we tested regarding biological and ecological characteristics (trophic group, size and flight ability) correctly predicted our results. In some cases, the periods when ground beetles are less influenced by the landscape structure correspond to the beetles' breeding period (see *H. pensylvanicus* or *P. melanarius* results). Thus, some species may be less influenced by landscape structure during the breeding period. Additionally, variations between species could also be explained by different responses to landscape variables. Since a species can be associated with a specific crop, the seasonal modulation of landscape effects on ground beetle assemblage may be explained by the development of the crop, the variation in prey availability in the crop or the agronomic practices conducted on the crop throughout the season. However, in another study (Maisonhaute, Peres-Neto and Lucas, in prep, see Chap II), we found that ground and tiger beetle abundance and diversity were more influenced by landscape structure than agronomic practices. Furthermore, agronomic practices and landscape structure were only weakly correlated. Finally, since others studies have found an influence of landscape structure on other predatory arthropods (Burgio *et al.*, 2006: ladybirds ; Rand and Tschardtke, 2007: parasitic wasps, gall midges, ladybirds and spiders ; Sarthou *et al.*, 2005: hoverflies ; Thorbek and Topping, 2005: spiders), it would be interesting to determine if these predatory arthropods also experience variations of landscape effects throughout the season.

Table 3.1 - Biological and Ecological characteristics of the fourth most abundant ground beetle species trapped in the Vacher creek watershed in 2006 and 2007. References: ¹ Larochelle et Larivière (2003), ² Larochelle (1976), ³ Kromp (1999, Review).

Characteristics	<i>Pterostichus melanarius</i>	<i>Poecilus lucublandus</i>	<i>Harpalus pensylvanicus</i>	<i>Bembidion quadrimaculatum</i>
Tribe ¹	<i>Pterostichini</i>	<i>Pterostichini</i>	<i>Harpalini</i>	<i>Bembidiini</i>
Mean size (mm) ²	15.6	11.6	12.5	3.3
Trophic group ¹	Omnivorous	Omnivorous	Omnivorous	Carnivorous
Wings ¹	Dimorphic (mostly macropterous)	Submacropterous	Macropterous	Dimorphic
Flight ¹	Occasionally	Occasionally	Frequently	Frequently
Runner ¹	Moderate	Moderate	Moderate	Moderate
Climber ¹	Occasionally (trees)	Occasionally (plants)	Occasionally (plants and trees)	Occasionally (plants and trees)
Ground ¹	Open or slightly shaded	Open (mostly) or slightly shaded	Open	Open
Activity ¹	Nocturnal	Nocturnal (mostly), sometimes diurnal	Nocturnal (mostly), sometimes diurnal	Nocturnal (mostly), sometimes diurnal
Seasonality ¹	April-November	January-December	January-December	January-December
Reproduction ¹	July-October (autumn breeder)	April-July (spring breeder)	June, August-September (spring and autumn breeder)	May-beginning of July (spring breeder)
Overwintering ¹ (adult)	Cultivated field, roadside, sand pit	Cultivated field, fallow, pasture, hill, sand pit, wood edge, wood	Cultivated field, fallow, sand or gravel pit, wood edge, wood clearing	Fallow, roadside, gravel pit, hillock, wood edge, wood
Other information ¹	Strongly favoured by human activities, Strong colonialist	Favoured by human activities	Strongly favoured by human activities	Strongly favoured by human activities
Pest controlled ¹ ³	Lepidopterous caterpillars Aphids, gall midges, cabbage root fly eggs, apple maggot, leatherjackets, potato beetle larvae, teneral and adult weevil, cabbage white caterpillars	Earwigs, lepidopterous caterpillars	Crop pests	Onion maggot Aphids, midge larvae, weevil

Table 3.2 - Comparison between attempted results (based on results from literature and adjusted with characteristics of each species) and observed results regarding landscape effects on ground beetle species throughout the season.

Species	Attempted results			Observed results
	Trophic group Hypothesis	Size Hypothesis	Flight Hypothesis	Seasonal effects of landscape
<i>P. melanarius</i>	-	++	+	+
<i>P. lucublandus</i>	-	+	+	+
<i>H. pensylvanicus</i>	-	+	-	++
<i>B. quadrimaculatum</i>	++	-	-	+
References	Purtauf, Dauber and Wolters, 2005	Aviron <i>et al.</i> 2005 Millán de la Pena <i>et al.</i> 2003		Present study

-: not or little influenced, +: quite influenced, ++: strongly influenced

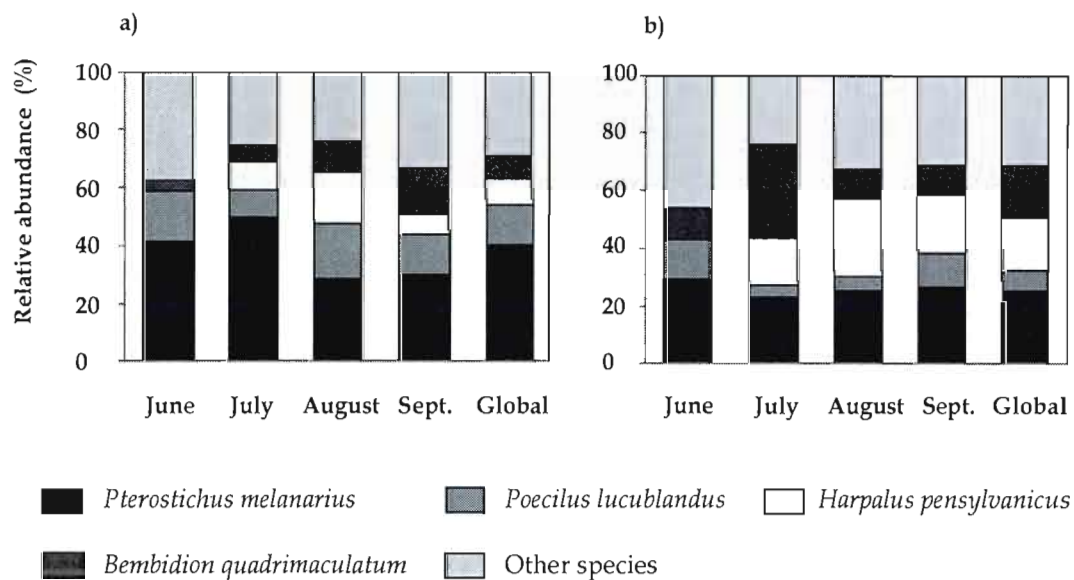


Figure 3.1 - Relative abundance of ground and tiger beetle species throughout the season a) in 2006 and b) in 2007.

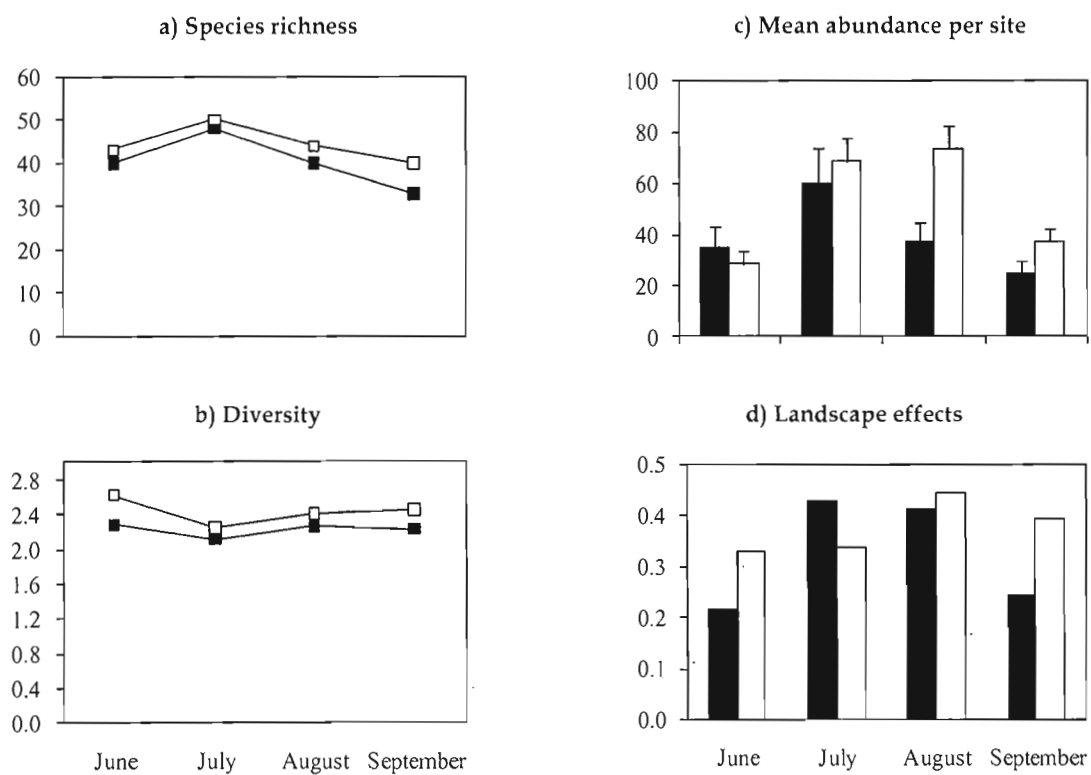


Figure 3.2 - Community structure of ground and tiger beetles and landscape effects throughout the season in 2006 (black) and 2007 (white). Vertical axis represents, in Figure 1a: the total number of species, Figure 1b: Shannon index, Figure 1c: the mean abundance of ground and tiger beetles trapped per site and Figure 1d: the adjusted R^2 . Bars on the graph c represent standard error.

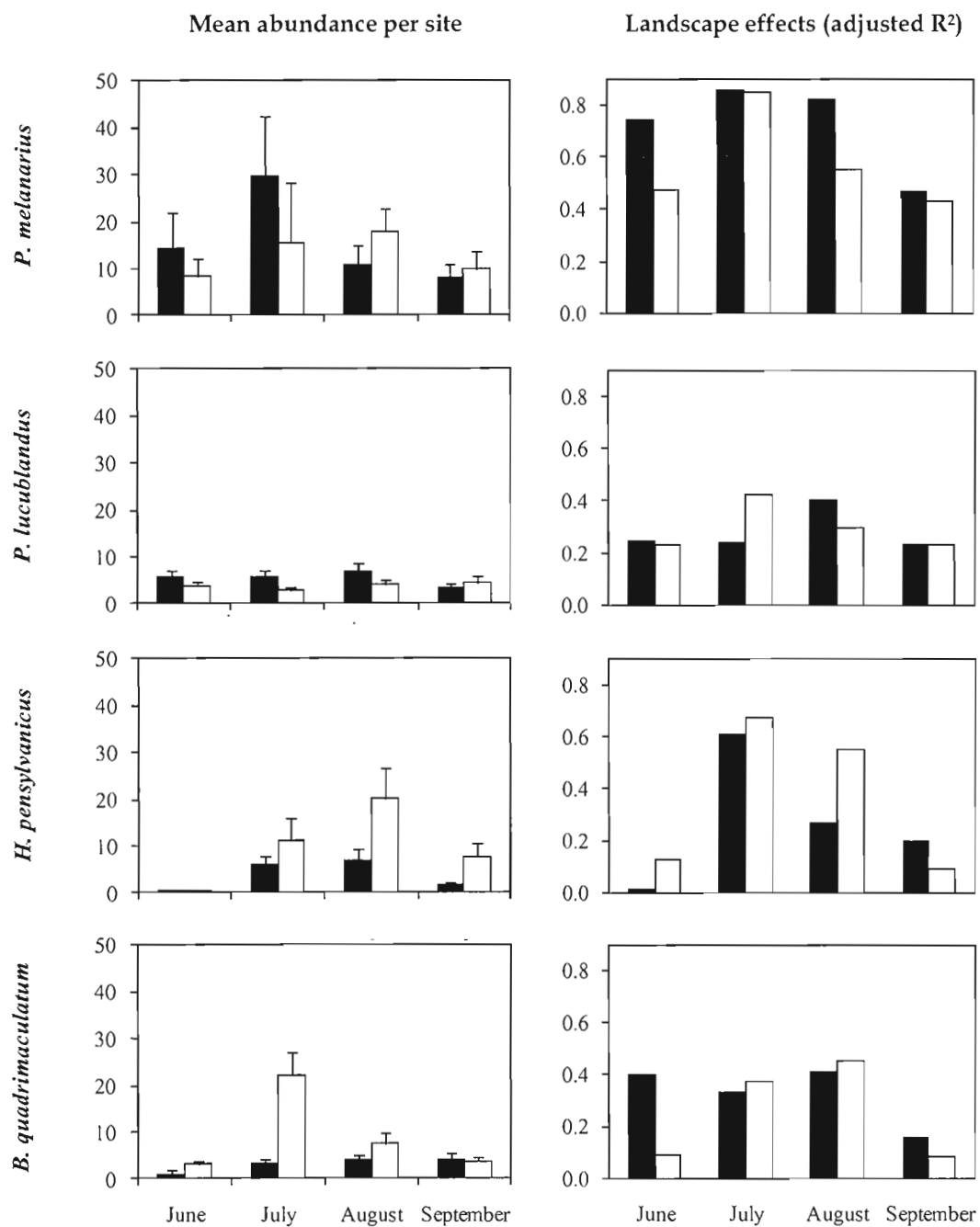


Figure 3.3 - Variation of ground beetle abundance and landscape effects throughout the season on the four most abundant ground beetle species in 2006 (black) and 2007 (white). The vertical axis represents the mean abundance of ground beetles trapped per site (graphs on the left) or the influence of landscape structure (adjusted R², graphs on the right) whereas the horizontal axis represents the time (month). In graphs on the left, bars represent standard error.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Nos résultats mettent en évidence le fait que la structure du paysage représente un facteur majeur pour expliquer l'assemblage des prédateurs terricoles (carabes et cicindèles) en milieu agricole et que la réponse de ces derniers aux effets du paysage varie au fil de la saison estivale. Concernant le deuxième chapitre, nos résultats ont montré que la structure du paysage agricole est la variable qui influence le plus l'abondance et la diversité des carabes et cicindèles, plus que les pratiques agronomiques et les caractéristiques locales de l'environnement, puisqu'elle explique entre 10,5 et 31,5 % de la variation observée (contribution unique). La structure du paysage est le facteur qui influence le plus l'abondance des carabes et cicindèles en 2006 et la diversité des carabes et cicindèles en 2007 et intervient au deuxième rang pour expliquer l'abondance des carabes et cicindèles en 2007 (juste après les pratiques agronomiques) de même que la diversité des carabes et cicindèles en 2006 (juste après les variables locales). Globalement, les pratiques agronomiques et les variables locales ont une contribution plus faible pour expliquer l'assemblage des prédateurs terricoles (pratiques agronomiques : entre 3,1 et 12,0 % de la variation, variables locales : entre 0 et 22,8 % de la variation). Nos résultats sont donc en accord avec les études qui ont trouvé que les facteurs à grande échelle étaient plus importants que des facteurs locaux pour expliquer les assemblages des carabes (Aviron *et al.*, 2005). C'est le cas également de Schweiger *et al.* (2005), dont l'étude couvrait 7 pays européens, selon lesquels la communauté d'arthropodes (carabes inclus) est plus influencée par des facteurs environnementaux à grande échelle (occupation du sol et zones non cultivées à l'échelle 4 km x 4 km) que par ceux de l'habitat (composition et diversité à l'échelle 50 m). Cependant, il n'y a toujours pas de consensus établi quant aux effets du paysage agricole sur les carabes.

Il a été montré, par ailleurs, que les caractéristiques du paysage agricole sont parfois directement reliées au type de ferme et aux pratiques agronomiques et notamment que les petites fermes gérées de manière extensive sont plus souvent associées à des paysages diversifiés, riches en zones boisées et composés de petits lots d'habitats alors que les fermes

de plus grande taille sont associées à des paysages moins diversifiés où les îlots cultivés sont plus vastes (Poudevigne et Alard, 1997). Millàn de la Pena *et al.* (2003) ont également noté une telle relation entre le type de ferme et le paysage, les fermes laitières, caractérisées par une production intensive de maïs, étant associées à un paysage plus ouvert que les autres fermes d'élevage. Dans ce dernier cas, l'ouverture du paysage s'avère directement reliée à la superficie en maïs. Enfin, les traitements phytosanitaires peuvent être considérés non seulement à l'échelle de la parcelle agricole ou de la ferme mais aussi à l'échelle d'une région. Ainsi, une étude à grande échelle a mis en évidence le fait que l'intensité des pratiques agronomiques associée à l'altération du paysage était responsable d'un déclin de la richesse spécifique des arthropodes (Hendrickx *et al.*, 2007). Il peut alors parfois être difficile de dissocier les effets des variables paysagères et agronomiques. Cependant, dans notre étude, les effets des pratiques agronomiques et de la structure du paysage ne sont que très peu reliés (effet commun n'excédant pas 6%), ce qui renforce nos conclusions concernant les effets du paysage sur les prédateurs terricoles.

Concernant les variables paysagères impliquées, il est plus difficile de conclure avec précision à cause du grand nombre de variables étudiées, de la méthode utilisée pour l'analyse des données (la partition de la variation étant une analyse exploratoire) et de la variation des résultats entre les deux années. Cependant, les résultats de notre deuxième chapitre suggèrent, dans l'ensemble, que la présence d'habitats non cultivés - que ce soit des friches, des zones boisées, des bordures de champs ou de la végétation riveraine - est bien reliée positivement à une grande abondance et diversité de carabes et cicindèles, ce qui vient confirmer les résultats d'une étude allemande menée par Purtauf, Dauber et Wolters (2005). Récemment aux États-Unis, Werling et Gratton (2008) ont également appuyé cette conclusion en montrant que la diversité des carabes dans les champs de pomme de terre augmentait avec le pourcentage d'habitats naturels dans un rayon de 1,5 km. Par conséquent, dans un contexte plus général de lutte biologique contre les ravageurs (telle que la lutte conservatoire), il s'avère essentiel de préserver une mosaïque d'habitats cultivés et non cultivés au sein du paysage agricole (Tscharntke *et al.*, 2007) pour maintenir une abondance et diversité d'arthropodes prédateurs (carabes, staphylins, araignées...) en milieu agricole. Plusieurs études ont également montré que l'hétérogénéité du paysage était reliée à une grande diversité d'insectes prédateurs (Clough *et al.*, 2005 ; Tscharntke *et al.*, 2007) et qu'elle était, en

particulier, la variable environnementale qui expliquait le plus les différences de composition en espèces chez les carabes (Weibull et Östman, 2003 ; Weibull, Östman et Granqvist, 2003). Nos résultats sont partagés quant aux effets de l'hétérogénéité du paysage car la richesse et diversité du paysage ont un effet tantôt positif, tantôt négatif selon les analyses. Cependant, la richesse du paysage dans les 200 mètres est la variable qui influence le plus l'abondance des carabes et cicindèles en 2006 (très forte corrélation positive). Ce résultat ne se confirme pas l'année suivante, peut être car l'influence du paysage est moins marquée (10,5 % en 2007 contre 31,5 % en 2006) ou encore car la plupart des parcelles (13/20) n'ont pas été les mêmes en 2006 et 2007 pour des raisons de logistique. Enfin, étant donné que nous avons effectué une analyse globale (par année), il est possible que des variations intra annuelles (non prises en considération) ne nous aient pas permis de mettre en évidence le rôle de certaines variables paysagères. En effet, l'effet d'une variable peut ne pas apparaître si elle a un effet tantôt positif tantôt négatif au fil du temps, d'où l'importance de tenir compte de l'effet temporel lorsqu'on étudie l'influence du paysage.

Les résultats du troisième chapitre montrent cette importance de prendre en considération l'effet temporel lorsque l'on étudie l'assemblage des prédateurs terricoles puisque l'influence du paysage n'est pas la même tout au long de la saison estival (2006 : entre 21.5 et 42.8 % de la variation, 2007 : entre 32.9 et 44.6 % de la variation). Ainsi, conformément à notre hypothèse de départ, l'influence du paysage est à son maximum au milieu de la saison estivale lorsque la végétation est bien développée (maximum en juillet 2006 et août 2007) plutôt qu'en début de saison (juin) lorsque la végétation commence à pousser et que l'on observe beaucoup de terre à nu ou en fin de saison (septembre) lorsque certaines cultures sont récoltées (cas des céréales). Cette variation de l'influence du paysage en fonction de la saison (avec une influence maximale à la mi-saison) a été observée pour l'assemblage des prédateurs terricoles (analyse intégrant l'ensemble des espèces de carabes et cicindèles) mais aussi pour chacune des espèces étudiées individuellement (*Pterostichus melanarius*, *Poecilus lucublandus*, *Harpalus pensylvanicus* et *Bembidion quadrimaculatum*), ce qui n'avait jamais été montré auparavant.

Quelques différences ont cependant été observées en fonction des espèces. En effet, celles-ci ont réagi de manière plus ou moins importante à l'effet du paysage en fonction de la saison. Comme le mentionnaient Gobbi et Fontaneto (2008), il est important de tenir compte

des caractéristiques biologiques et écologiques de chaque espèce (régime alimentaire, taille, aptitude au vol) lorsque l'on étudie l'assemblage des carabes. A ce sujet, il a été montré que les carabes étaient influencés de manière différente par la structure du paysage en fonction de leur taille et de leur aptitude au vol, les espèces les plus grandes, souvent aptères, étant plus fréquentes dans les paysages les moins perturbés ayant d'importants réseaux de zones non cultivées (Aviron *et al.*, 2005 ; Millàn de la Peña *et al.*, 2003) ou encore de leur régime alimentaire, les espèces carnivores étant plus sensibles à la simplification du paysage (Purtauf, Dauber et Wolters, 2005). Barbaro et van Halder (2008), ont également déterminé que la sensibilité des carabes à la fragmentation du paysage dépendait des traits d'histoire de vie, les espèces les plus communes, actives à l'automne et au printemps, étant associées à un paysage fragmenté contrairement aux espèces plus rares, actives à la fin du printemps, associées à des paysages moins fragmentés. Nos résultats ne sont pas totalement en accord avec les conclusions déjà établies quant au régime alimentaire, à la taille ou à l'aptitude au vol des carabes (carnivores, carabes de grande taille et voiliers occasionnels plus influencés par la structure du paysage). La plus grande variation de l'effet du paysage en fonction de la saison a été observée pour *H. pensylvanicus*, omnivore, de taille moyenne et fréquent voilier (effet du paysage entre 1,7 et 61,1 % en 2006 et entre 9,2 et 67,0 % en 2007), puis pour *B. quadrimaculatum*, carnivore, de petite taille et fréquent voilier (effet du paysage entre 15,3 et 41,1 % en 2006 et entre 8,8 et 45,4 % en 2007), *P. melanarius*, omnivore, de grande taille et voilier occasionnel (effet du paysage entre 46,8 et 85,6 % en 2006 et entre 43,2 et 84,8 % en 2007) et enfin, pour *P. lucublandus*, omnivore, de taille moyenne et voilier occasionnel (effet du paysage entre 23,1 et 40,4 % en 2006 et entre 23,5 et 42,4 % en 2007). Il s'avère alors que plus d'un critère est nécessaire pour quantifier l'effet du paysage sur les différentes espèces d'où l'importance de tenir compte de plusieurs caractéristiques biologiques et écologiques pour expliquer l'assemblage des espèces. Par ailleurs, étant donné que, d'une part, les espèces ne sont pas influencées par les mêmes variables paysagères et que, d'autre part, le rythme de croissance des plantes varie d'une culture à l'autre, il n'est pas surprenant que les modulations saisonnières de l'effet du paysage soient différentes d'une espèce à l'autre.

En conclusion, nos résultats montrent, premièrement, que la structure du paysage a un réel effet sur l'assemblage des prédateurs terricoles, effet qui s'avère généralement plus important que les pratiques agronomiques et l'environnement local. Deuxièmement, cet effet

du paysage sur les carabes et cicindèles varie au fil de la saison estivale, atteignant son maximum en milieu de saison lorsque le paysage est bien défini. Malgré quelques différences entre les espèces, l'influence du paysage reste toujours maximale à la mi-saison. Dans notre étude, les différences entre espèces n'ont pu s'expliquer par une seule caractéristique biologique ou écologique (régime alimentaire, taille, aptitude au vol). Il s'avère alors essentiel de tenir compte de plusieurs de ces caractéristiques si l'on veut étudier en détails la structure de la communauté de carabes. Même si la présence de zones non cultivées et l'hétérogénéité du paysage sont parfois reliées à une grande abondance et diversité de carabes et cicindèles, notre étude ne permet pas de déterminer avec précision quels aménagements paysagers seraient favorables au maintien d'une grande abondance et diversité de prédateurs terricoles au sein du paysage agricole. Pour compléter notre étude, il serait alors intéressant de tester plusieurs types d'aménagements à l'échelle du paysage, tels que modifier la taille des champs ou la diversité des cultures dans le paysage environnant (par exemple en créant différentes configurations de cultures) pour vérifier quels aménagements permettraient d'assurer une grande abondance et diversité de prédateurs terricoles. De plus, il faudrait vérifier si de tels aménagements assurent réellement un meilleur contrôle des ravageurs dans les champs, en relation avec l'augmentation de l'abondance et la diversité des carabes et cicindèles. Enfin, il serait intéressant d'étendre l'étude à d'autres groupes d'arthropodes prédateurs (staphylins, araignées, guildes aphidiphage) afin de déterminer si la structure du paysage est un facteur aussi importants pour ces autres groupes que pour les carabes et si l'influence du paysage sur ces arthropodes prédateurs varie également en fonction de la saison. Une étude plus globale permettrait donc d'établir, en fonction de la saison, quelles structures du paysage assureraient une meilleure conservation d'une abondance et diversité d'arthropodes prédateurs en milieu agricole dans le but d'augmenter l'efficacité du contrôle naturel de ravageurs.

APPENDICE A

LISTE DES PRÉDATEURS TERRICOLES (COLEOPTERA : CARABIDAE ET CICINDELIDAE) CAPTURÉS LORS DE L'ÉTUDE

L'identification des carabes a été effectuée à partir du Manuel d'identification des Carabidae du Québec (Larochelle, 1976)

Espèce	2006	2007
Sous-famille Cicindelinae		
Tribu Cicindelini		
<i>Cicindela sexguttata</i>	3	3
Sous-famille Carabinae		
Tribu Bembidiini		
<i>Bembidion minus</i> Hayward, 1897	3	5
<i>Bembidion quadrimaculatum oppositum</i> Say, 1823	251	737
<i>Elaphropus incurvus</i> (Say, 1830)	1	4
Tribu Callistini		
<i>Chlaenius emarginatus</i> Say, 1823	16	13
<i>Chlaenius impunctifrons</i> Say, 1823	0	1
<i>Chlaenius sericeus sericeus</i> (Forster, 1771)	9	2
<i>Chlaenius tricolor tricolor</i> Dejean, 1826	81	110
Tribu Carabini		
<i>Calosoma calidum</i> (Fabricius, 1775)	5	4
<i>Carabus nemoralis</i> O.F. Müller, 1764	3	1
Tribu Clivini		
<i>Clivina fossor</i> (Linné, 1758)	32	36
<i>Dyschirius globulosus</i> (Say, 1823)	23	13
Tribu Harpalini		
<i>Aculpatus carus</i> (LeConte, 1863)	9	7
<i>Anisodactylus harrisi</i> LeConte, 1863	109	93
<i>Anisodactylus nigrita</i> Dejean, 1829	2	12
<i>Anisodactylus rusticus</i> (Say, 1823)	1	2
<i>Anisodactylus sanctecrusis</i> (Fabricius, 1798)	7	22
<i>Bradicellus badipennis</i> (Haldeman, 1843)	1	1

<i>Geopinus incrassatus</i> (Dejean, 1829)	1	1
<i>Harpalus affinis</i> (Schrank, 1781)	22	33
<i>Harpalus caliginosus</i> (Fabricius, 1775)	1	6
<i>Harpalus compar</i> LeConte, 1948	73	63
<i>Harpalus eraticus</i> Say, 1823	3	9
<i>Harpalus herbivagus</i> Say, 1823	46	44
<i>Harpalus laticeps</i> LeConte, 1850	1	0
<i>Harpalus opacipennis</i> (Haldeman, 1843)	2	0
<i>Harpalus pensylvanicus</i> (DeGeer, 1774)	298	783
<i>Harpalus rubripes</i> (Duftschmid, 1812)	0	2
<i>Harpalus rufipes</i> DeGeer, 1774	15	56
<i>Harpalus somnulentus</i> Dejean, 1829	8	63
<i>Ophonus rufibarbis</i> (Fabricius, 1792)	37	89
<i>Stenolophus comma</i> (Fabricius, 1775)	3	6
<i>Stenolophus fuliginosus</i> Dejean, 1829	4	10
<i>Xestonotus lugubris</i> (Dejean, 1829)	0	2
Tribu Licinini		
<i>Badister notatus</i> Haldeman, 1843	1	1
<i>Diplocheila obtusa</i> (LeConte, 1848)	46	36
Tribu Lebiini		
<i>Calleida punctata</i> LeConte, 1848	1	2
<i>Cymindis neglectus</i> Haldeman, 1843	5	1
<i>Lebia viridis</i> Say, 1823	0	3
<i>Syntomus americanus</i> (Dejean, 1831)	10	5
Tribu Loriccerini		
<i>Loricera pilicornis pilicornis</i> (Fabricius, 1775)	3	2
Tribu Omophronini		
<i>Omophron americanus</i>	2	3
Tribu Patrobini		
<i>Patrobus longiconis</i> (Say, 1823)	2	4
Tribu Platynini		
<i>Agonum affine</i> Kirby, 1837	1	2
<i>Agonum cupripenne</i> (Say, 1823)	26	12
<i>Agonum gratiosum</i> (Mannerheim, 1853)	12	3
<i>Agonum melanarium</i> Dejean, 1828	1	0
<i>Agonum muellieri</i> (Herbst, 1828)	15	45
<i>Agonum palustre</i> Goulet, 1969	33	25
<i>Agonum placidum</i> (Say, 1823)	24	46
<i>Agonum retractum</i> LeConte, 1848	0	1
<i>Calathus gregarius</i> (Say, 1823)	1	5
<i>Oxypselaphus pusillus</i> (LeConte, 1854)	3	2
<i>Synuchus impunctatus</i> (Say, 1823)	15	33

Tribu Pterostichini

<i>Poecilus chalcites</i> (Say, 1823)	79	56
<i>Poecilus lucublandus lucublandus</i> (Say, 1823)	433	298
<i>Pterostichus caudicalis</i> (Say, 1823)	4	2
<i>Pterostichus commutabilis</i> (Motschulsky, 1866)	3	15
<i>Pterostichus coracinus</i> (Newman, 1838)	0	1
<i>Pterostichus melanarius</i> (Illiger, 1798)	1247	1035
<i>Pterostichus mutus</i> (Say, 1823)	1	2
<i>Pterostichus pennsylvanicus</i> LeConte, 1873	8	0
<i>Pterostichus tristis</i> (Dejean, 1828)	3	0
<i>Pterostichus vernalis</i> (Panzer, 1795)	1	8

Tribu Trechini

<i>Blemus discus</i> (Fabricius, 1792)	6	37
--	---	----

Tribu Zabrinini

<i>Amara aulica</i> (Panzer, 1797)	0	6
<i>Amara avida</i> (Say, 1823)	3	15
<i>Amara bifrons</i> (Gyllenhal, 1810)	0	3
<i>Amara latior</i> (Kirby, 1837)	3	11
<i>Amara pallipes</i> Kirby, 1837	1	0
<i>Amara quenseli</i> (Schönherr, 1806)	3	1
<i>Amara rubrica</i>	1	22
<i>Amara sp.</i>	77	180

Total	3147	4156
--------------	-------------	-------------

APPENDICE B

LIST OF THE SIGNIFICANT LANDSCAPE VARIABLES THAT INFLUENCE GROUND BEETLE ABUNDANCE THROUGHOUT THE SEASON IN 2006 AND 2007

B1	Table of significant landscape variables that influence the abundance of <i>Pterostichus melanarius</i> throughout the season in 2006 and 2007	71
B2	Table of significant landscape variables that influence the abundance of <i>Poecilus lucublandus</i> throughout the season in 2006 and 2007	72
B3	Table of significant landscape variables that influence the abundance of <i>Harpalus pensylvanicus</i> throughout the season in 2006 and 2007	73
B4	Table of significant landscape variables that influence the abundance of <i>Bembidion quadrimaculatum</i> throughout the season in 2006 and 2007	74

Table B1 - Significant landscape variables that influence the abundance of *Pterostichus melanarius* throughout the season in 2006 and 2007. Values indicate the regression slopes for each variable. A positive value represents a positive influence whereas a negative value represents a negative influence; n.s. = non-significant.

Significant variables	2006				2007			
	June	July	August	Sept.	June	July	August	Sept.
CORN 200M	n.s.	1,34	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
BEAN 200M	7,49	19,82	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	3,45	-3,29
CEREAL 200M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	2,54	10,96	1,09	1,32
FODDER 200M	n.s.	n.s.	-1,88	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
OTHER CROP 200M	n.s.	-9,00	-5,08	-0,99	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
PASTURE 200M	-2,99	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	7,81	n.s.	n.s.
RIPARIAN VEGETATION 200M	-3,06	-7,58	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
WATER 200M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	-0,90	n.s.
CONSTRUCTED AREA 200M	4,76	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
ROAD 200M	3,59	6,51	4,50	3,97	n.s.	-6,63	n.s.	n.s.
RICHNESS 200M	11,18	18,39	n.s.	n.s.	n.s.	2,61	n.s.	n.s.
DIVERSITY 200M	n.s.	n.s.	7,47	n.s.	3,89	-1,28	n.s.	n.s.
FIELD BORDERS 200M	n.s.	4,55	n.s.	-1,35	n.s.	-0,02	n.s.	n.s.
PATCHINESS 200M	n.s.	n.s.	-2,45	n.s.	-1,85	n.s.	n.s.	n.s.
CORN 500M	n.s.	4,51	2,29	n.s.	3,80	4,18	n.s.	n.s.
BEAN 500M	-6,25	-18,24	n.s.	n.s.	n.s.	5,17	1,48	6,03
FODDER 500M	n.s.	n.s.	-0,73	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
OTHER CROP 500M	-8,77	-6,44	-0,05	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
FALLOW 500M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	8,37	n.s.	n.s.
RIPARIAN VEGETATION 500M	n.s.	n.s.	-5,43	-2,04	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
WATER 500M	n.s.	n.s.	-2,28	n.s.	n.s.	3,41	n.s.	n.s.
CONSTRUCTED AREA 500M	-6,08	n.s.	n.s.	n.s.	1,37	13,17	n.s.	n.s.
ROAD 500M	n.s.	n.s.	-1,85	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
SAND PIT 500M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	2,22	n.s.	n.s.
RICHNESS 500M	-2,33	n.s.	n.s.	n.s.	-2,85	-17,28	n.s.	n.s.
NON-CROP PATCHES 500M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	4,20	5,28	n.s.
P/A 500M	n.s.	-3,00	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
WOOD DISTANCE 500M	n.s.	n.s.	-1,76	n.s.	n.s.	n.s.	-4,28	n.s.

Table B2 - Significant landscape variables that influence the abundance of *Poecilus lucublandus* throughout the season in 2006 and 2007. Values indicate the regression slopes for each variable. A positive value represents a positive influence whereas a negative value represents a negative influence; n.s. = non-significant.

Variables	2006				2007			
	June	July	August	Sept.	June	July	August	Sept.
FODDER 200M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	0,75	n.s.	n.s.
FALLOW 200M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	-0,30	0,81	n.s.
RIPARIAN VEGETATION 200M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	0,41	n.s.
WATER 200M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	0,32	n.s.	n.s.
CONSTRUCTED AREA 200M	n.s.	-0,68	-0,02	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
NON-CROP PATCHES 200M	n.s.	n.s.	-1,07	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
PATCHINESS 200M	n.s.	n.s.	n.s.	-1,20	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
CORN 500M	n.s.	1,09	-0,81	n.s.	-0,61	n.s.	n.s.	n.s.
BEAN 500M	n.s.	n.s.	-1,17	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
FODDER 500M	n.s.	n.s.	n.s.	0,45	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
FALLOW 500M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	1,05
PASTURE 500M	n.s.	0,80	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
WOOD 500M	-0,90	n.s.	-1,79	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
RIPARIAN VEGETATION 500M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	0,46	0,30	n.s.	n.s.
CONSTRUCTED AREA 500M	-1,13	n.s.	-1,80	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	0,79
RICHNESS 500M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	0,35
DIVERSITY 500M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	-0,34	n.s.	n.s.	n.s.
PATCHINESS 500M	n.s.	n.s.	n.s.	0,91	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

Table B3 - Significant landscape variables that influence the abundance of *Harpalus pensylvanicus* throughout the season in 2006 and 2007. Values indicate the regression slopes for each variable. A positive value represents a positive influence whereas a negative value represents a negative influence; n.s. = non-significant.

Variables	2006				2007			
	June	July	August	Sept.	June	July	August	Sept.
CORN 200M	n.s.	1,39	n.s.	n.s.	n.s.	-2,32	n.s.	n.s.
BEAN 200M	n.s.	n.s.	-2,76	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
CEREAL 200M	n.s.	1,61	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
FODDER 200M	n.s.	n.s.	n.s.	-0,89	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
FALLOW 200M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	8,37	n.s.
PASTURE 200M	n.s.	0,57	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
RIPARIAN VEGETATION 200M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	5,32	n.s.	n.s.
CONSTRUCTED AREA 200M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	-2,08	n.s.	n.s.
ROAD 200M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	1,94	n.s.	n.s.
PATCHINESS 200M	n.s.	0,90	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
NON-CROP PATCHES 200M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	-1,58	n.s.
BEAN 500M	n.s.	0,43	3,39	n.s.	n.s.	n.s.	2,41	-0,01
CEREAL 500M	n.s.	-0,99	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
FODDER 500M	n.s.	n.s.	n.s.	1,23	n.s.	n.s.	5,67	0,00
FALLOW 500M	0,03	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	0,02
PASTURE 500M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	3,35	2,94	n.s.
WOOD 500M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	1,36	n.s.	n.s.
RIPARIAN VEGETATION 500M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	0,06	n.s.	2,78	n.s.
WATER 500M	n.s.	1,18	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
CONSTRUCTED AREA 500M	n.s.	-0,86	-0,82	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
ROAD 500M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	2,54	1,81	n.s.
SAND PIT 500M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	-5,31	n.s.
RICHNESS 500M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	0,00
FIELD BORDERS 500M	n.s.	n.s.	0,56	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
PATCHINESS 500M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	-6,15	n.s.	0,00
NON-CROP PATCHES 500M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	-0,01
MEAN AREA 500M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	-3,12	n.s.	n.s.
WOOD DISTANCE 500M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	6,61	n.s.	n.s.

Table B4 - Significant landscape variables that influence the abundance of *Bembidion quadrimaculatum* throughout the season in 2006 and 2007. Values indicate the regression slopes for each variable. A positive value represents a positive influence whereas a negative value represents a negative influence; n.s. = non-significant.

Variables	2006				2007			
	June	July	August	Sept.	June	July	August	Sept.
CORN 200M	n.s.	1,05	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
BEAN 200M	n.s.	0,68	n.s.	n.s.	n.s.	1,78	0,87	n.s.
OTHER CROP 200M	n.s.	n.s.	0,62	1,14	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
FODDER 200M	n.s.	n.s.	0,71	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
FALLOW 200M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	3,01	n.s.	n.s.
PASTURE 200M	0,78	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
SAND PIT 200M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	2,34	n.s.
PATCHINESS 200M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	0,42	n.s.	n.s.	n.s.
BEAN 500M	-0,27	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
CEREAL 500M	n.s.	0,85	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
FODDER 500M	n.s.	n.s.	-1,04	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
WOOD 500M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	2,32	n.s.	n.s.
WATER 500M	-0,38	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	0,54
CONSTRUCTED AREA 500M	-0,18	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
RICHNESS 500M	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	-0,54	n.s.	n.s.	n.s.
PATCHINESS 500M	n.s.	0,66	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
P/A 500M	n.s.	n.s.	-0,66	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
WOOD DISTANCE 500M	n.s.	-0,55	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

BIBLIOGRAPHIE

- Altieri, M.A. 1994. *Biodiversity and Pest Management in Agroecosystems*. NY: Haworth Press.
- 1999. «The ecological role of biodiversity in agroecosystems». *Agriculture Ecosystems & Environment*. vol. 74, no 1-3, p. 19-31.
- Andersen, A. 1997. «Densities of overwintering carabids and staphylinids (Col., Carabidae and Staphylinidae) in cereal and grass fields and their boundaries». *Journal of Applied Entomology*. vol. 121, no 2, p. 77-80.
- Andow, D.A. 1991. «Vegetational diversity and arthropod population response». *Annual Review of Entomology*. vol. 36, p. 561-586.
- Attwood, S.J., M. Maron, A.P.N. House et C. Zammit. 2008. «Do arthropod assemblages display globally consistent responses to intensified agricultural land use and management?». *Global Ecology and Biogeography*.
- Aviron, S., F. Burel, J. Baudry et N. Schermann. 2005. «Carabid assemblages in agricultural landscapes: impacts of habitat features, landscape context at different spatial scales and farming intensity». *Agriculture Ecosystems & Environment*. vol. 108, no 3, p. 205-217.
- Ball, G.E., et Y. Bousquet. 2001. «Carabidae Latreille, 1802». In *American beetles, volume 1: Archostemata, Myxophaga, Adephaga, Polyphaga, Staphyliniformia*, Jr. Arnett, R. H., et M. C. Thomas, p. 32-132. Boca Raton, Florida: CRC Press LLC.
- Barbaro, L., et I. van Halder. 2008. «Linking bird, carabid beetle and butterfly life-history traits to habitat fragmentation in mosaic landscapes». *Ecography*. vol. 9999, no 9999.
- Baudry, J., R.G.H. Bunce et F. Burel. 2000. «Hedgerows: An international perspective on their origin, function and management». *Journal of Environmental Management*. vol. 60, no 1, p. 7-22.
- Beauchesne, P. (1998). Atlas écologique du bassin versant de la rivière L'Assomption, la partie des basses-terres du Saint-Laurent, Environnement Canada et ministère de l'Environnement et de la Faune (MEF): 42 p
- Bengtsson, J., J. Ahnström et A.-C. Weibull. 2005. «The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis». *Journal of Applied Ecology*. vol. 42, no 2, p. 261-269.

- Bengtsson, J., J. Ahnström et A.-C. Weibull. 2005. «The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis». *Journal of Applied Ecology*. vol. 42, no 2, p. 261-269.
- Bianchi, F.J.J.A., et W. van der Werf. 2003. «The effect of the area and configuration of hibernation sites on the control of aphids by *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) in agricultural landscapes : a simulation study». *Population Ecology*. vol. 32, no 6.
- Bianchi, F.J.J.A., et F.L. Wäckers. 2008. «Effects of flower attractiveness and nectar availability in field margins on biological control by parasitoids». *Biological Control*. vol. 46, no 3, p. 400-408.
- Blackshaw, R.P., et R.S. Vernon. 2006. «Spatiotemporal stability of two beetle populations in non-farmed habitats in an agricultural landscape». *Journal of Applied Ecology*. vol. 43, no 4, p. 680-689.
- Boivin, G., et T. Hance. 2003. «Ground beetle assemblages in cultivated organic soil and adjacent habitats: temporal dynamics of microspatial changes». *Pedobiologia*. vol. 47, p. 193-202.
- Booij, C.J.H., et J. Noorlander. 1992. «Farming systems and insect predators». *Agriculture, Ecosystems & Environment*. vol. 40, no 1-4, p. 125-135.
- Borcard, D., P. Legendre et P. Drapeau. 1992. «Partialling out the spatial component of ecological variation». *Ecology*. vol. 73, p. 1045-1055.
- Borror, D.J., C.A. Triplehorn et N.F. Johnson. 1992. *An introduction to the study of insects*, 6th. Fort Worth ; Montréal: Saunders College.
- Burel, F. 1996. «Hedgerows and their role in agricultural landscapes». *Critical Reviews in Plant Sciences*. vol. 15, no 2, p. 169-190.
- Burel, F., J. Baudry, A. Butet, P. Clergeau, Y.R. Delettre, D. Le Coeur, F. Dubs, N. Morvan, G. Paillat, S. Petit, C. Thenail, E. Brunel et J.C. Lefeuvre. 1998. «Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes». *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*. vol. 19, no 1, p. 47-60.
- Burel, F., A. Butet, Y.R. Delettre et N. Millán de la Peña. 2004. «Differential response of selected taxa to landscape context and agricultural intensification». *Landscape and Urban Planning*. vol. 67, no 1-4, p. 195-204.
- Burgio, G., R. Ferrari, L. Boriani, M. Pozzati et J. van Lenteren. 2006. «The role of ecological infrastructures on Coccinellidae (Coleoptera) and other predators in weedy field margins within northern Italy agroecosystems». *Bulletin of Insectology*. vol. 59, no 1, p. 59-67.

- Burgio, G., R. Ferrari, M. Pozzati et L. Boriani. 2004. «The role of ecological compensation areas on predator populations: an analysis on biodiversity and phenology of *Coccinellidae* (Coleoptera) on non-crop plants within hedgerows in Northern Italy ». *Bulletin of Insectology*. vol. 57, no 1, p. 1-10.
- Burke, D., et H. Goulet. 1998. «Landscape and area effects on beetle assemblages in Ontario». *Ecography*. vol. 21, no 5, p. 472-479.
- Carcamo, H.A. 1995. «Effect of tillage on ground beetles (Coleoptera: Carabidae): A farm-scale study in central Alberta». *Canadian Entomologist*. vol. 127, no 5, p. 631-639.
- Carcamo, H.A., J.K. Niemala et J.R. Spence. 1995. «Farming and ground beetles: Effects of agronomic practice on populations and community structure». *Canadian Entomologist*. vol. 127, no 1, p. 123-140.
- Cardinale, B.J., C.T. Harvey, K. Gross et A.R. Ives. 2003. «Biodiversity and biocontrol: emergent impacts of a multi-enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem». vol. 6, no 9, p. 857-865.
- Carmona, D.M., et D.A. Landis. 1999. «Influence of Refuge Habitats and Cover Crops on Seasonal Activity-Density of Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae) in Field Crops». *Biological Control*. vol. 28, no 6, p. 1145-1153.
- Clough, Y., A. Kruess, D. Kleijn et T. Tschardt. 2005. «Spider diversity in cereal fields: comparing factors at local, landscape and regional scales». *Journal of Biogeography*. vol. 32, no 11, p. 2007-2014.
- ColungaGarcia, M., S.H. Gage et D.A. Landis. 1997. «Response of all assemblage of *Coccinellidae* (Coleoptera) to a diverse agricultural landscape». *Environmental Entomology*. vol. 26, no 4, p. 797-804.
- Coombes, D.S., et N.W. Sotherton. 1986. «The dispersal and distribution of polyphagous predatory Coleoptera in cereals». vol. 108, no 3, p. 461-474.
- Crist, T.O., et R.G. Ahern. 1999. «Effects of Habitat Patch Size and Temperature on the Distribution and Abundance of Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae) in an Old Field». *Environmental Entomology*. vol. 28, p. 681-689.
- Dajoz, R. 2002. *Les coléoptères carabidés et ténébrionidés*, Édition Tec & Doc. Paris.
- Dauber, J., M. Hirsch, D. Simmering, R. Waldhardt, A. Otte et V. Wolters. 2003. «Landscape structure as an indicator of biodiversity: matrix effects on species richness». *Agriculture, Ecosystems & Environment*. vol. 98, no 1/3, p. 321-329.
- Dauber, J., T. Purtauf, A. Allspach, J. Frisch, K. Voigtlander et V. Wolters. 2005. «Local vs. landscape controls on diversity: a test using surface-dwelling soil macroinvertebrates of differing mobility». *Global Ecology and Biogeography*. vol. 14, no 3, p. 213-221.

- Dennis, P., R.J. Aspinall et I.J. Gordon. 2002. «Spatial distribution of upland beetles in relation to landform, vegetation and grazing management». *Basic and Applied Ecology*. vol. 3, no 2, p. 183-193.
- Dennis, P., et G.L.A. Fry. 1992. «Field margins: can they enhance natural enemy population densities and general arthropod diversity on farmland?». *Agriculture, Ecosystems & Environment*. vol. 40, no 1-4, p. 95-115.
- Dennis, P., M.B. Thomas et N.W. Sotherton. 1994. «Structural Features of Field Boundaries Which Influence the Overwintering Densities of Beneficial Arthropod Predators». *Journal of Applied Ecology*. vol. 31, no 2, p. 361-370.
- Desender, K. 1982. «Ecological and faunal studies on Coleoptera in agricultural land. II. Hibernation of Carabidae in agro-ecosystems». *Pedobiologia*. vol. 23, p. 295-303.
- Desender, K., J.-P. Maelfait, M. D'Hulster et L. Vanhercke. 1981. «Ecological and faunal studies on Coleoptera in agricultural land I. Seasonal occurrence of Carabidae in the grassy edge of a pasture». *Pedobiologia*. vol. 22, p. 379-384.
- Diwo, S., et D. Rougon (2004). CARABES : auxiliaires des cultures, indicateurs de la Biodiversité d'un milieu. Réussir Fruits & Légumes. 231
- Dixon, A.F.G. 1987. «Cereal aphids as an applied problem». *Agricultural Zoology Reviews*. vol. 2.
- Domon, G., J. Ruiz, M.J. Côté, J.P. Ducruc, B. Estevez, M. Joly, M. Lescarbeau, S. Paquette, E. Lucas, N. Roullé et E. Vouligny (2005). Élaboration d'un modèle intégré d'aménagement des paysages en zone d'agriculture intensive sur la base du cadre écologique. Rapport d'étape déposé au Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies - Action Concertée « Soutien stratégique à la promotion et à la consolidation de la recherche sur l'environnement rural ». Montréal: 90 p
- Drapeau, P., A. Leduc, J.-F. Giroux, J.-P.L. Savard, Y. Bergeron et W.L. Vickery. 2000. «Landscape-scale disturbances and changes in bird communities of boreal mixed-wood forests». *Ecological Monographs*. vol. 70, no 3, p. 423-444.
- Duelli, P., et M.K. Obrist. 1998. «In search of the best correlates for local organismal biodiversity in cultivated areas». *Biodiversity and Conservation*. vol. 7, no 3, p. 297-309.
- , 2003. «Regional biodiversity in an agricultural landscape: the contribution of seminatural habitat islands». *Basic and Applied Ecology*. vol. 4, no 2, p. 129-138.
- Duelli, P., M.K. Obrist et P.F. Flückiger. 2002. «Forest edges are biodiversity hotspots - Also for Neuroptera». *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. vol. 48, p. 75-87.
- Eilenberg, J., A. Hajek et C. Lomer. 2001. «Suggestions for unifying the terminology in biological control». *BioControl*. vol. 46, p. 387-400.

- Elliott, N.C., R.W. Kieckhefer et D.A. Beck. 2002. «Effect of aphids and the surrounding landscape on the abundance of Coccinellidae in cornfields». *Biological Control*. vol. 24, no 3, p. 214-220.
- Ellsbury, M.M., J.E. Powell, F. Forcella, W.D. Woodson, S.A. Clay et W.E. Riedell. 1998. «Diversity and dominant species of ground beetle assemblages (Coleoptera: Carabidae) in crop rotation and chemical input systems for the Northern Great Plains». *Annals of the Entomological Society of America*. vol. 91, p. 619-625.
- Epstein, D.L., R.S. Zack, J.F. Brunner, L. Gut et J.J. Brown. 2001. «Ground Beetle Activity in Apple Orchards under Reduced Pesticide Management Regimes». *Biological Control*. vol. 21, no 2, p. 97-104.
- ESRI (2000). MapInfo Professionnal Version 6.0. Redlands, Environmental Systems Research Institute, Inc.
- (2005). ArcGIS Version 9.1. Redlands, Environmental Systems Research Institute, Inc.
- Forman, R.T.T., et M. Godron. 1986. *Landscape ecology*. New York.
- Fournier, E., et M. Loreau. 2002. «Foraging activity of the carabid beetle *Pterostichus melanarius* Ill. in field margin habitats». *Agriculture Ecosystems & Environment*. vol. 89, no 3, p. 253-259.
- French, B.W., et N.C. Elliott. 1999. «Temporal and spatial distribution of ground beetle (Coleoptera : Carabidae) assemblages in grasslands and adjacent wheat fields». *Pedobiologia*. vol. 43, no 1, p. 73-84.
- Gaucherel, C., F. Burel et J. Baudry. 2007. «Multiscale and surface pattern analysis of the effect of landscape pattern on carabid beetles distribution». *Ecological Indicators*. vol. 7, no 3, p. 598-609.
- Gobbi, M., et D. Fontaneto. 2008. «Biodiversity of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in different habitats of the Italian Po lowland». *Agriculture, Ecosystems & Environment*. vol. 127, no 3-4, p. 273-276.
- Greze, A.A., T. Zaviezo, L. Tischendorf et L. Fahrig. 2004. «A transient, positive effect of habitat fragmentation on insect population densities». *Oecologia*. vol. 141, no 3, p. 444-451.
- Griffiths, G.J.K., L. Winder, J.M. Holland, C.F.G. Thomas et E. Williams. 2007. «The representation and functional composition of carabid and staphylinid beetles in different field boundary types at a farm-scale». *Biological Conservation*. vol. 135, no 1, p. 145-152.
- Gurr, G.M., S.D. Wratten et J.M. Luna. 2003. «Multi-function agricultural biodiversity: pest management and other benefits». *Basic and Applied Ecology*. vol. 4, no 2, p. 107-116.

- Hagen, K.S., N.J. Mills, G. Gordh et J.A. McMurtrys. 1999. «Terrestrial Arthropod Predators of Insect and mite Pest». In *Handbook of biological control: principles and applications of biological control*, T. S. Bellows, T.W. Fisher, L. E. Caltagirone, D. L. Dahlsten, Carl B. Huffaker et G. Gordh, p. 383-503. San Diego: Academic Press.
- Hance, T., et C. Grégoire-Wibo. 1987. «Effect of agricultural practices on carabid populations». *Acta Phytopathologica Et Entomologica Hungarica*. vol. 22, no 1-4, p. 147-160.
- Harvey, J.A., W.H. van der Putten, H. Turin, R. Wagenaar et T.M. Bezemer. 2008. «Effects of changes in plant species richness and community traits on carabid assemblages and feeding guilds». *Agriculture, Ecosystems & Environment*. vol. 127, no 1-2, p. 100-106.
- Hendrickx, F., J.-P. Maelfait, W. van Wingerden, O. Schweiger, M. Speelmans, S. Aviron, I. Augenstein, R. Billeter, D. Bailey, R. Bukacek, F. Burel, T. Diekötter, J. Dirksen, F. Herzog, J. Liira, M. Roubalova, V. Vandomme et R. Bugter. 2007. «How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes». *Journal of Applied Ecology*. vol. 44, no 2, p. 340-351.
- Hodek, I., et A. Honek. 1996. *Ecology of Coccinellidae*. Netherland: Kluwer Academic Publishers.
- Holland, J.M., et M.L. Luff. 2000. «The Effects of Agricultural Practices on Carabidae in Temperate Agroecosystems». *Integrated Pest Management Reviews*. vol. 5, no 2, p. 109-129.
- Irmeler, U., et U. Hoernes. 2003. «Assignment and evaluation of ground beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages to sites on different scales in a grassland landscape». *Biodiversity and Conservation*. vol. 12, no 7, p. 1405-1419.
- Jeanneret, P., B. Schüpbach et H. Luka. 2003. «Quantifying the impact of landscape and habitat features on biodiversity in cultivated landscapes». *Agriculture, Ecosystems and Environment*. vol. 98, p. 311-320.
- Jeanneret, P., B. Schüpbach, L. Pfiffner et T. Walter. 2003. «Arthropod reaction to landscape and habitat features in agricultural landscapes». *Landscape Ecology*. vol. 18, p. 253-263.
- Jonsen, I.D., et L. Fahrig. 1997. «Response of generalist and specialist insect herbivores to landscape spatial structure». *Landscape Ecology*. vol. 12, p. 185-197.
- Jopp, F., et H. Reuter. 2005. «Dispersal of carabid beetles--emergence of distribution patterns». *Ecological Modelling*. vol. 186, no 4, p. 389-405.
- Juen, A., et M. Traugott. 2004. «Spatial distribution of epigaeic predators in a small field in relation to season and surrounding crops». *Agriculture, Ecosystems & Environment*. vol. 103, no 3, p. 613-620.

- Kerr, J.T. 2001. «Butterfly species richness patterns in Canada: Energy, heterogeneity, and the potential consequences of climate change». *Conservation Ecology*. vol. 5, no 1.
- Kerr, J.T., T.R.E. Southwood et J. Cihlar. 2001. «Remotely sensed habitat diversity predicts butterfly species richness and community similarity in Canada». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. vol. 98, no 20, p. 11365-11370.
- Kinnunen, H., J. Tiainen et H. Tukia. 2001. «Farmland carabid beetle communities at multiple levels of spatial scale». *Ecography*. vol. 24, no 2, p. 189-197.
- Kromp, B. 1989. «Carabid beetle communities (Carabidae, coleoptera) in biologically and conventionally farmed agroecosystems». *Agriculture, Ecosystems & Environment*. vol. 27, no 1-4, p. 241-251.
- , 1990. «Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) as bioindicators in biological and conventional farming in Austrian potato fields». *Biology and Fertility of Soils*. vol. 9, no 2, p. 182-187.
- , 1999. «Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement». *Agriculture, Ecosystems & Environment*. vol. 74, no 1-3, p. 187-228.
- Kromp, B., et K.H. Steinberger. 1992. «Grassy Field Margins and Arthropod Diversity - a Case-Study on Ground Beetles and Spiders in Eastern Austria (Coleoptera, Carabidae, Arachnida, Aranei, Opiliones)». *Agriculture Ecosystems & Environment*. vol. 40, no 1-4, p. 71-93.
- Labrie, G., D. Coderre et E. Lucas. 2008. «Overwintering Strategy of Multicolored Asian Lady Beetle (Coleoptera: Coccinellidae): Cold-Free Space As a Factor of Invasive Success». *Annals of the Entomological Society of America*. vol. 101, no 5, p. 860-866.
- Lagerlof, J., J. Stark et B. Svensson. 1992. «Margins of Agricultural Fields as Habitats for Pollinating Insects». *Agriculture Ecosystems & Environment*. vol. 40, no 1-4, p. 117-124.
- Lalonde O., A. Vanasse, M. Roy et A. Légère. 2008. «Réponse des carabes à différents travaux de sol en systèmes conventionnel et biologique». In *Réunion annuelle conjointe de la Société de protection des plantes du Québec et de la Société d'entomologie du Québec* (21-22 novembre).
- Landis, D., et S.D. Wratten. 2002. «Conservation of biological controls». In *Encyclopedia of Pest Management*, Pimentel D., p. 138-140. New York, USA: Marcel Dekker.
- Landis, D.A., et M.J. Haas. 1992. «Influence of Landscape Structure on Abundance and within-Field Distribution of European Corn-Borer (Lepidoptera, Pyralidae) Larval Parasitoids in Michigan». *Environmental Entomology*. vol. 21, no 2, p. 409-416.

- Landis, D.A., S.D. Wratten et G.M. Gurr. 2000. «Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture». *Annual Review of Entomology*. vol. 45, p. 175-201.
- Lang, A. 2003. «Intraguild interference and biocontrol effects of generalist predators in a winter wheat field». *Oecologia*. vol. 134, no 1, p. 144-153.
- Larochelle, A. 1976. «Manuel d'identification des Carabidae du Québec». Cordulia (supplément n° 2), p. 1-127.
- Larochelle, A., et Association des entomologistes amateurs du Québec. 1990. *The food of carabid beetles (coleoptera : carabidae, including cicindelinae)*. Coll. «Fabriques suppl. 5». Sillery: Association des entomologistes amateurs du Québec.
- Larochelle, A., et M.-C. Larivière. 2003. *A natural history of the ground-beetles (Coleoptera: Carabidae) of America north of Mexico*. Sofia & Moscow: Pensoft Series Faunistica.
- Le Coeur, D., J. Baudry, F. Burel et C. Thenail. 2002. «Why and how we should study field boundary biodiversity in an agrarian landscape context». *Agriculture Ecosystems & Environment*. vol. 89, no 1-2, p. 23-40.
- Legendre, P., et E. Gallagher. 2001. «Ecologically meaningful transformations for ordination of species data». *Oecologia*. vol. 129, no 2, p. 271-280.
- Legendre, P., et L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology (2nd English edition)*. Amsterdam: Elsevier.
- Liu, Y.H., Z.R. Yu, W.B. Gu et J.C. Axmacher. 2006. «Diversity of carabids (Coleoptera, Carabidae) in the desalinized agricultural landscape of Quzhou county, China». *Agriculture Ecosystems & Environment*. vol. 113, no 1-4, p. 45-50.
- Lövei, G.L., T. Magura, B. Tóthmérész et V. Kődöböcz. 2006. «The influence of matrix and edges on species richness patterns of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in habitat islands». *Global Ecology and Biogeography*. vol. 15, p. 283-289.
- Luff, M.L. 1996. «Use of Carabids as environmental indicators in grasslands and cereals». *Annales Zoologici Fennici*. vol. 33, no 1, p. 185-195.
- Lys, J.-A., et W. Nentwig. 1992. «Augmentation of beneficial arthropods by strip-management». *Oecologia*. vol. 92, no 3, p. 373-382.
- Lys, J.-A., M. Zimmermann et W. Nentwig. 1994. «Increase in activity density and species number of carabid beetles in cereals as a result of strip-management». *Entomologia Experimentalis Et Applicata*. vol. 73, no 1, p. 1-9.
- Macey, A. (2006). Production biologique certifiée au Canada en 2005. Ottawa, Canadian Organic Growers

- MacLeod, A. 1999. «Attraction and retention of *Episyrphus balteatus* DeGeer (Diptera: Syrphidae) at an arable field margin with rich and poor floral resources». *Agriculture, Ecosystems & Environment*. vol. 73, no 3, p. 237-244.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Oxford, U.K.: Blackwell.
- Marino, P.C., D.A. Landis et B.A. Hawkins. 2006. «Conserving parasitoid assemblages of North American pest Lepidoptera: Does biological control by native parasitoids depend on landscape complexity?». *Biological Control*. vol. 37, no 2, p. 173-185.
- Marshall, E.J.P., T.M. West et D. Kleijn. 2006. «Impacts of an agri-environment field margin prescription on the flora and fauna of arable farmland in different landscapes». *Agriculture Ecosystems & Environment*. vol. 113, no 1-4, p. 36-44.
- MathWorks (2000). MATLAB version 6.0.0.88 Release12. Natick, The MathWorks, Inc.
- McNeely, J.A., et Union internationale pour la conservation de la nature et de ses ressources. 1990. *Conserving the world's biological diversity*. Gland, Suisse: International Union for Conservation of Nature and Natural Resources.
- Meek, B., D. Loxton, T. Sparks, R. Pywell, H. Pickett et M. Nowakowski. 2002. «The effect of arable field margin composition on invertebrate biodiversity». *Biological Conservation*. vol. 106, no 2, p. 259-271.
- Melnychuk, N.A., O. Olfert, B. Youngs et C. Gillott. 2003. «Abundance and diversity of Carabidae (Coleoptera) in different farming systems». *Agriculture, Ecosystems & Environment*. vol. 95, no 1, p. 69-72.
- Menalled, F.D., R.G. Smith, J.T. Dauer et T.B. Fox. 2007. «Impact of agricultural management on carabid communities and weed seed predation». *Agriculture, Ecosystems & Environment*. vol. 118, no 1-4, p. 49-54.
- Millán de la Peña, N., A. Butet, Y.R. Delettre, P. Morant et F. Burel. 2003. «Landscape context and carabid beetles (Coleoptera : Carabidae) communities of hedgerows in western France». *Agriculture Ecosystems & Environment*. vol. 94, no 1, p. 59-72.
- Nash, M.A., L.J. Thomson et A.A. Hoffmann. 2008. «Effect of remnant vegetation, pesticides, and farm management on abundance of the beneficial predator *Notonomus gravis* (Chaudoir) (Coleoptera: Carabidae)». *Biological Control*. vol. 46, no 2, p. 83-93.
- Naylor, R.L., et P.R. Ehrlich. 1997. «Natural pest control services and agriculture». In *Nature's Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems* G. Daily, p. 151- 174. Washington: Island Press.
- Östman, Ö. 2004. «The relative effects of natural enemy abundance and alternative prey abundance on aphid predation rates». *Biological Control*. vol. 30, no 2, p. 281-287.

- Östman, Ö., B. Ekbom et J. Bengtsson. 2001. «Landscape heterogeneity and farming practice influence biological control». *Basic and Applied Ecology*. vol. 2, no 4, p. 365-371.
- , 2003. «Yield increase attributable to aphid predation by ground-living polyphagous natural enemies in spring barley in Sweden». *Ecological Economics*. vol. 45, no 1, p. 149-158.
- Pearce, J.L., et L.A. Venier. 2006. «The use of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) and spiders (Araneae) as bioindicators of sustainable forest management: A review». *Ecological Indicators*. vol. 6, no 4, p. 780-793.
- Peres-Neto, P.R., P. Legendre, S. Dray et D. Borcard. 2006. «Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions». *Ecology*. vol. 87, no 10, p. 2614-2625.
- Pfiffner, L., et H. Luka. 2000. «Overwintering of arthropods in soils of arable fields and adjacent semi-natural habitats». *Agriculture, Ecosystems & Environment*. vol. 78, no 3, p. 215-222.
- Pichancourt, J.-B., F. Burel et P. Auger. 2006. «Assessing the effect of habitat fragmentation on population dynamics: An implicit modelling approach». *Ecological Modelling*. vol. 192, no 3-4, p. 543-556.
- Pimm, S.L. 1991. *The Balance of Nature? Ecological Issues in the Conservation of Species and Communities*. Chicago: University of Chicago Press.
- Pinna, S., H. Varady-Szabo, P. Boivin et E. Lucas. 2008. «Relevance of using a vegetation-based method to conserve urban carabid diversity». *Journal of Insect Conservation*. vol. 13, no 4, p. 387-397.
- Poudevigne, I., et D. Alard. 1997. «Landscape and Agricultural Patterns in Rural Areas: a Case Study in the Brionne Basin, Normandy, France». *Journal of Environmental Management*. vol. 50, no 4, p. 335-349.
- Purtauf, T., J. Dauber et V. Wolters. 2005. «The response of carabids to landscape simplification differs between trophic groups». *Oecologia*. vol. 142, no 3, p. 458-464.
- Purtauf, T., I. Roschewitz, J. Dauber, C. Thies, T. Tscharntke et V. Wolters. 2005. «Landscape context of organic and conventional farms: Influence of carabid beetle diversity». *Agriculture Ecosystems & Environment*. vol. 108, p. 165-174.
- Pywell, R.F., K.L. James, I. Herbert, W.R. Meek, C. Carvell, D. Bell et T.H. Sparks. 2005. «Determinants of overwintering habitat quality for beetles and spiders on arable farmland». *Biological Conservation*. vol. 123, no 1, p. 79-90.
- Québec, G.d. (2002). *Règlement sur les exploitations agricoles*. Québec, Gouvernement du Québec

- (2003). Code de gestion des pesticides. Québec, Gouvernement du Québec
- Rainio, J., et J. Niemelä. 2003. «Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators». *Biodiversity and Conservation*. vol. 12, no 3, p. 487-506.
- Rand, T.A., et T. Tscharnkte. 2007. «Contrasting effects of natural habitat loss on generalist and specialist aphid natural enemies». vol. 116, no 8, p. 1353-1362.
- Retho, B., C. Gaucherel et P. Inchausti. 2008. «Modeling spatially explicit population dynamics of *Pterostichus melanarius* H1. (Coleoptera: Carabidae) in response to changes in the composition and configuration of agricultural landscapes». *Landscape and Urban Planning*. vol. 84, no 3-4, p. 191-199.
- Romero-Alcaraz, E., et J.M. Ávila. 2000. «Landscape heterogeneity in relation to variations in epigaeic beetle diversity of a Mediterranean ecosystem. Implications for conservation». *Biodiversity and Conservation*. vol. 9, no 7, p. 985-1005.
- Rosenzweig, M.L. 1995. *Species Diversity in Space and Time*, Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Ruiz, J., G. Domon, E. Lucas et M.-J. Côté. 2008. «Vers des paysages multifonctionnels en zone d'intensification agricole : une recherche interdisciplinaire au Québec (Canada)». *Revue Forestière Française*. vol. 5, p. 589-601.
- Rundlof, M., et H.G. Smith. 2006. «The effect of organic farming on butterfly diversity depends on landscape context». *Journal of Applied Ecology*. vol. 43, no 6, p. 1121-1127.
- Sarthou, J.-P., A. Ouin, F. Arrignon, G. Barreau et B. Bouyjou. 2005. «Landscape parameters explain the distribution and abundance of *Episyrphus balteatus* (Diptera : Syrphidae)». *European Journal of Entomology*. vol. 102, no 3, p. 539-545.
- Schmidt, M.H., A. Lauer, T. Purtauf, C. Thies, M. Schaefer et T. Tscharnkte. 2003. «Relative importance of predators and parasitoids for cereal aphid control». *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*. vol. 270, no 1527, p. 1905-1909.
- Schmidt, M.H., S. Rocker, J. Hanafi et A. Gigon. 2008. «Rotational fallows as overwintering habitat for grassland arthropods: the case of spiders in fen meadows». *Biodiversity and Conservation*. vol. 17, no 12, p. 3003-3012.
- Schmidt, M.H., I. Roschewitz, C. Thies et T. Tscharnkte. 2005. «Differential effects of landscape and management on diversity and density of ground-dwelling farmland spiders». *Journal of Applied Ecology*. vol. 42, no 2, p. 281-287.
- Schmidt, M.H., U. Thewes, C. Thies et T. Tscharnkte. 2004. «Aphid suppression by natural enemies in mulched cereals». *Entomologia Experimentalis Et Applicata*. vol. 113, p. 87-93.

- Schmidt, M.H., C. Thies et T. Tscharntke. 2004. «Landscape context of arthropod biological control». In *Ecological engineering for pest management*, G. M. Gurr, S. D Wratten et M. A. Altieri, p. 55-63.
- Schweiger, O., J.-P. Maelfait, W. Van Wingerden, F. Hendrickx, R. Billeter, M. Speelmans, I. Augenstein, B. Aukema, S. Aviron, D. Bailey, R. Bukacek, F. Burel, T. Diekötter, J. Dirksen, M. Frenzel, F. Herzog, J. Liira, M. Roubalova et R. Bugter. 2005. «Quantifying the impact of environmental factors on arthropod communities in agricultural landscapes across organizational levels and spatial scales». *Journal of Applied Ecology*. vol. 42, no 6, p. 1129-1139.
- Shah, P.A., D.R. Brooks, J.E. Ashby, J.N. Perry et I.P. Woiwod. 2003. «Diversity and abundance of the coleopteran fauna from organic and conventional management systems in southern England». vol. 5, no 1, p. 51-60.
- Söderström, B., B. Svensson, K. Vessby et A. Glimskär. 2001. «Plants, insects and birds in semi-natural pastures in relation to local habitat and landscape factors». *Biodiversity and Conservation*. vol. 10, no 11, p. 1839-1863.
- Sotherton, N.W. 1984. «The distribution and abundance of predatory arthropods overwintering on farmland». vol. 105, no 3, p. 423-429.
- , 1985. «The distribution and abundance of predatory Coleoptera overwintering in field boundaries». *Annals of Applied Biology*. vol. 106, no 1, p. 17-21.
- Sunderland, K.D. (1975). The Diet of some Predatory Arthropods in Cereal Crops, British Ecological Society. 12: 507-515 p
- , 2002. «Invertebrate pest control by carabids». In *The agroecology of carabid beetles*, J. M. Holland, p. 165-213. Andover, Hampshire: Intercept.
- Thiele, H.U. 1977. *Carabid Beetles in Their Environments*. Berlin/Heidelberg: Springer.
- Thies, C., I. Steffan-Dewenter et T. Tscharntke. 2003. «Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales». *Oikos*. vol. 101, no 1, p. 18-25.
- Thomas, C.F.G., L. Parkinson, G.J.K. Griffiths, A. Fernandez Garcia et E.J.P. Marshall. 2001. «Aggregation and temporal stability of carabid beetle distributions in field and hedgerow habitats». *Journal of Applied Ecology*. vol. 38, no 1, p. 100-116.
- Thomas, C.F.G., L. Parkinson et E.J.P. Marshall. 1998. «Isolating the components of activity-density for the carabid beetle *Pterostichus melanarius* in farmland». *Oecologia*. vol. 116, no 1, p. 103-112.
- Thomas, M.B., N.W. Sotherton, D.S. Coobes et S.D. Wratten. 1992. «Habitat factors influencing the distribution of polyphagous predatory insects between field boundaries». *Annals of Applied Biology*. vol. 120, no 2, p. 197-202.

- Thorbeck, P., et C.J. Topping. 2005. «The influence of landscape diversity and heterogeneity on spatial dynamics of agrobiont linyphiid spiders: An individual-based model». *BioControl*. vol. 50, no 1, p. 1-33.
- Tscharntke, T., R. Bommarco, Y. Clough, T.O. Crist, D. Kleijn, T.A. Rand, J.M. Tylianakis, S.v. Nuhuys et S. Vidal. 2007. «Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale». *Biological Control*. vol. 43, no 3, p. 294-309.
- Tscharntke, T., T.A. Rand et F.J.J.A. Bianchi. 2005. «The landscape context of trophic interactions: insect spillover across the crop-noncrop interface». *Annales Zoologici Fennici*. vol. 42, no 4, p. 421-432.
- Tscharntke, T., I. Steffan-Dewenter, A. Kruess et C. Thies. 2002. «Contribution of Small Habitat Fragments to Conservation of Insect Communities of Grassland-Cropland Landscapes». vol. 12, no 2, p. 354-363.
- van Alebeek, F., J.H. Kamstra, G. van Kruistum et A.J. Visser. 2006. «Improving natural pest suppression in arable farming: field margins and the importance of ground-dwelling predators». *IOBC WPRS Bulletin*. vol. 29, no 6, p. 137-140.
- van Rijn, P.C.J., J. Kooijman et F.L. Wäckers. 2006. «The impact of floral resources on syrphid performance and cabbage aphid biological control». *IOBC WPRS Bulletin*. vol. 29, no 6, p. 149-152.
- Vanbergen, A.J., B.A. Woodcock, A.D. Watt et J. Niemelä. 2005. «Effect of land-use heterogeneity on carabid communities at the landscape scale». *Ecography*. vol. 28, no 1, p. 3-16.
- Varchola, J.M., et J.P. Dunn. 2001. «Influence of hedgerow and grassy field borders on ground beetle (Coleoptera: Carabidae) activity in fields of corn». *Agriculture, Ecosystems & Environment*. vol. 83, no 1-2, p. 153-163.
- Wallin, H., et B.S. Ekbom. 1988. «Movements of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) inhabiting cereal fields: a field tracing study». *Oecologia*. vol. 77, no 1, p. 39-43.
- Weibull, A.-C., J. Bengtsson et E. Nohlgren. 2000. «Diversity of butterflies in the agricultural landscape: the role of farming system and landscape heterogeneity». *Ecography*. vol. 23, no 6, p. 743-750.
- Weibull, A.-C., et Ö. Östman. 2003. «Species composition in agroecosystems: The effect of landscape, habitat, and farm management». *Basic and Applied Ecology*. vol. 4, no 4, p. 349-361.
- Weibull, A.-C., Ö. Östman et A. Granqvist. 2003. «Species richness in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management». *Biodiversity and Conservation*. vol. 12, no 7, p. 1335-1355.

- Werling, B.P., et C. Gratton. 2008. «Influence of field margins and landscape context on ground beetle diversity in Wisconsin (USA) potato fields». *Agriculture, Ecosystems & Environment*. vol. 128, no 1-2, p. 104-108.
- White, R.E. 1983. *A field guide to the beetles of North America. Collection : The Peterson field guide series*, Houghton Mifflin. Boston, 368 p.
- Wiens, J.A., N.C. Stenseth, B.V. Horne et R.A. Ims. 1993. «Ecological Mechanisms and Landscape Ecology». vol. 66, no 3, p. 369-380.
- Willer, H., et L. Kilcher. 2009. *The World of Organic Agriculture - Statistics and Emerging Trends 2009*. Geneva: IFOAM, Bonn, FiBL, Frick, ITC.
- Winkler, K., F. Wäckers, G. Bukovinszky-Kiss et J. van Lenteren. 2006. «Sugar resources are vital for *Diadegma semiclausum* fecundity under field conditions». *Basic and Applied Ecology*. vol. 7, no 2, p. 133-140.
- Wissinger, S.A. 1997. «Cyclic colonization in predictably ephemeral habitats: a template for biological control in annual crop systems». *Biological Control*. vol. 10, p. 4-15.
- Woodcock, B.A., S.G. Potts, E. Pilgrim, A.J. Ramsay, T. Tscheulin, A. Parkinson, R.E.N. Smith, A.L. Gundry, V.K. Brown et J.R. Tallowin. 2007. «The potential of grass field margin management for enhancing beetle diversity in intensive livestock farms». *Journal of Applied Ecology*. vol. 44, no 1, p. 60-69.
- Woodcock, B.A., D.B. Westbury, S.G. Potts, S.J. Harris et V.K. Brown. 2005. «Establishing field margins to promote beetle conservation in arable farms». *Agriculture Ecosystems & Environment*. vol. 107, no 2-3, p. 255-266.
- Yoshida, T., et K. Tanaka. 2005. «Land-use diversity index: a new means of detecting diversity at landscape level». *Landscape and Ecological Engineering*. vol. 1, no 2, p. 201-206.
- Zangger, A., J.-A. Lys et W. Nentwig. 1994. «Increasing the availability of food and the reproduction of *Poecilus cupreus* in a cereal field by strip-management». *Entomologia Experimentalis Et Applicata*. vol. 71, no 2, p. 111-120.
- Zaviezo, T., A.A. Grez, C.F. Estades et A. Pérez. 2006. «Effects of habitat loss, habitat fragmentation, and isolation on the density, species richness, and distribution of ladybeetles in manipulated alfalfa landscapes». *Ecological Entomology*. vol. 31, no 6, p. 646-656.